This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

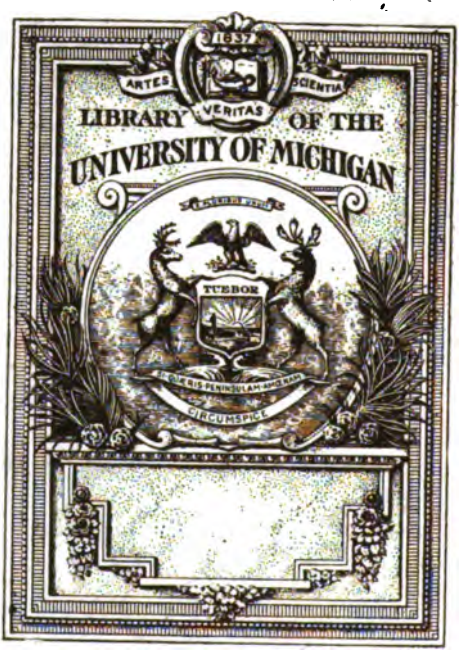
+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

a39015 00003684 1b

Digitized by Google



Digitized by Google

Science Library
QL
123
.S84

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

NATURWISSENSCHAFT UND TECHNIK
IN LEHRE UND FORSCHUNG
EINE SAMMLUNG VON LEHR- UND HANDBÜCHERN

HERAUSGEGEBEN VON

Dr. F. DOFLEIN
A. O. PROF. DER ZOOLOGIE A. D. UNIVERSITÄT MÜNCHEN
UND II. KONSERVATOR DER ZOOLOG. STAATSSAMMLUNG

Dr. K. T. FISCHER
A. O. PROF. DER PHYSIK AN DER KÖNIGL. TECHNISCHEN
HOCHSCHULE IN MÜNCHEN

PLANKTONKUNDE

VON

Dr. ADOLF STEUER
PRIVATDOZENTEN AN DER UNIVERSITÄT INNSBRUCK

LEIPZIG UND BERLIN
DRUCK UND VERLAG VON B. G. TEUBNER
1910

Digitized by Google

PLANKTONKUNDE

VON

DR. ADOLF STEUER
PRIVATDOZENTEN AN DER UNIVERSITÄT INNSBRUCK

MIT 365 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 1 TAFEL

LEIPZIG UND BERLIN
DRUCK UND VERLAG VON B. G. TEUBNER
1910

Digitized by Google

COPYRIGHT 1910 BY B. G. TEUBNER IN LEIPZIG

ALLE RECHTE, EINSCHLIESZLICH DES ÜBERSETZUNGSRECHTS, VORBEHALTEN

Digitized by Google

Vorwort.

Bei dem ungeahnten Aufschwung, den die Planktonkunde in den letzten Jahren genommen, dürfte eine zusammenfassende Darstellung der gesamten Planktologie, wie sie in diesem Buche zum ersten Male geboten wird, nicht unerwünscht sein. Wenngleich eine der jüngsten biologischen Disziplinen, hat sie doch schon, ein würdiges Kind unserer rasch vorwärts stürmenden Zeit, eine bewegte Vergangenheit. Ich glaube, es lassen sich in dem Entwicklungsgang, den die Erforschung des Planktons genommen, unschwer drei Epochen unterscheiden, die ebenso vielen Forschungsrichtungen unserer Wissenschaft entsprechen.

Während der ersten Epoche der systematischen Vorarbeiten galt es zunächst, durch fleißiges Aufsammeln und Beschreiben der gefundenen Arten einen Überblick über die erdrückend reiche Formenfülle zu gewinnen, durch die sich die planktonische Lebensgemeinde auszeichnet. Trotz umfassender, systematischer Sammelwerke aus neuerer Zeit ist uns heute sicher erst ein Bruchteil aller Planktonarten einigermaßen gut bekannt, für die Freunde floristischer und faunistischer Aufnahmen also noch für viele Jahre reichliche Arbeit vorhanden.

Schon drohte die allzu einseitig betriebene Forschungsrichtung, deren Resultat lediglich umfangreiche Fanglisten waren, die Planktonkunde zu diskreditieren, da brachten zur rechten Zeit aufgeworfene Fragen von allgemein biologischem Interesse, so vor allem die über den gesamten Stoffwechselkreislauf im Wasser, neue Anregung. Die Erkenntnis von der hohen Bedeutung der Planktonkunde für die Förderung der praktischen Fischerei machte alsbald unsere Wissenschaft auch in Laienkreisen populär und war u. a. mitbestimmend bei jener großartigen, internationalen Organisation der europäischen Nordstaaten, die den Zweck verfolgt, auf Grund umfassender biologischer Untersuchungen einen rationellen Seefischereibetrieb bei den beteiligten Staaten zu erzielen.

Man versuchte zunächst, die Mengen der für den Bestand der Nutzfische so überaus wichtigen, planktonreichen „Urnahrung“ zahlen-

Digitized by Google

mäßig festzustellen. Eine methodisch bis ins Detail ausgearbeitete Plankton-Populationsstatistik verdanken wir diesen Studien.

Als Gegenstück zu den langweiligen Fanglisten aus der ersten Epoche sehen wir nun Arbeiten aus der zweiten Epoche der statistischen Planktonforschung mit endlosen Zählprotokollen angefüllt. Immerhin sind diese scheinbar wenig wertvollen Namen- und Zahlenreihen eine nicht zu unterschätzende Sammlung von Daten jedem Planktonforscher, der sie richtig zu ordnen und zu verarbeiten versteht.

Einige wertvolle Publikationen der letzten Jahre scheinen mir den Beginn einer dritten Epoche der experimentellen Planktonkunde anzuzeigen. Von der experimentellen Behandlung vieler Fragen der Planktologie, so der Temporalvariation, der Ernährungsphysiologie, der zyklischen Fortpflanzung der Planktonten, dürfen wir in der Zukunft noch manch wertvolles Ergebnis von weittragender Bedeutung erwarten.

Das lebhafte Interesse, dessen sich heute die Planktonkunde erfreut, verdankt sie vielleicht hauptsächlich dem Umstande, daß sie Vertretern der verschiedensten naturwissenschaftlichen Forschungsrichtungen Aussicht zu erfolgreicher Mitarbeit bietet und damit einem tiefgefühlten Bedürfnis entgegenkommt, bei intensiver Spezialforschung mit verwandten Disziplinen in steter Fühlung zu bleiben.

Diesem gewiß berechtigten Bestreben der modernen Naturforscher suchte ich in der Darstellung möglichst gerecht zu werden.

Unter Verzichtleistung auf absolute Vollständigkeit versuchte ich zu zeigen, wie die Probleme der Planktologie von den verschiedensten Gesichtspunkten aus in Angriff genommen werden können und auch zum Teil schon bearbeitet worden sind.

So hoffe ich, daß das Buch nicht nur den zoologisch und botanisch vorgebildeten Leser interessieren wird, sondern auch den Geographen, Paläontologen, Physiologen und Entwicklungsmechaniker, den Histologen und nicht in letzter Linie den praktischen Fischer.

Es soll ein Nachschlagebuch sein für den auf planktologischem Gebiete tätigen Gelehrten, ein Hilfsbuch für Lehrer und Lernende.

In der erwähnten Vielseitigkeit der Materie liegt für den Verfasser auch die Schwierigkeit, aus dem heute schon für den einzelnen fast unübersehbaren Tatsachenmaterial die richtige Auswahl zu treffen. Sollte dies nicht durchaus geglückt sein, so mag zur Entschuldigung der Hinweis auf die großen Schwierigkeiten der Literaturbeschaffung erlaubt sein, die sich gerade an einer kleinen österreichischen Universität von Jahr zu Jahr fühlbarer machen.

Um so mehr bin ich allen denen zu größtem Danke verpflichtet,

Digitized by Google

die mich in meiner Arbeit mit literarischen Hilfsmitteln unterstützten. Ich danke vor allem meinem hochverehrten Chef, Herrn Professor Dr. C. Heider, nicht nur für die Anregung zu dem vorliegenden Buche, sondern auch für seine vielfache, tatkräftige Unterstützung, deren ich mich stets zu erfreuen hatte. Bei der Zusammenstellung der Literatur waren mir weiterhin noch besonders behilflich die Herren Professoren Dr. C. v. Dalla Torre und Dr. J. Nevinny sowie die Direktoren der zoologischen Stationen in Triest und Rovigno, die Herren Professor Dr. C. J. Cori und Dr. O. Hermes.

Der größte Teil der Illustrationen wurde von Herrn L. Müller-Mainz und Fräulein E. Kißling (München) hergestellt; einige Karten und Apparate zeichnete Herr Major C. Korálek (derzeit Mähr.-Weißkirchen). Photographien und Tafelwerke stellte mir Herr Dr. Fr. Winter (Frankfurt a. M.) bereitwilligst zur Verfügung; einige Klischees erhielt ich durch freundliche Vermittlung des Herrn Professor Dr. C. Apstein von der Kommission zur Erforschung deutscher Meere (Kiel) sowie von der Firma Ad. Zwickert (Kiel).

Ihnen allen sei auch an dieser Stelle herzlichst gedankt, sowie nicht minder den Herren Vertretern der Verlagsfirma, die allen meinen Wünschen in der liebenswürdigsten Weise entgegenkamen.

Innsbruck, Herbst 1909.

A. Steuer.

Digitized by Google

Inhaltsübersicht.

Kapitel I. **Einleitung.** Seite

Was ist Plankton? Die Planktonkunde bei den Alten und bei Fischerleuten. Beginn der wissenschaftlichen Planktologie. — Das Plankton, ein Teil des Hydrobios. — Bedeutung der Systematik. — Literatur . . . . . 1—8

Kapitel II. **Das Wasser.** (Seine Verteilung auf der Erde.)

1. Wassertiefe und Lotung.

A. Apparate.

Lotungen im Süßwasser. — Isobathen. — Lotmaschinen und Tiefseelote von Brooke, Sigsbee, Monaco, Léger.

B. Ergebnisse.

Beziehungen zwischen Bodenrelief und Plankton. — Wyville-Thomson-Rücken. — Bodenablagerungen und Plankton. — Geschichte der Coccolithophoridenforschung. — Bodenproben der Süßwasserseen und ihr Plankton. — Literatur . . . . . 9—17

2. Die chemische Zusammensetzung des Wassers.

A. Apparate.

Seligos Wasserschöpfapparat. — Meyers Stöpselflasche. — Wasserschöpfer nach Sigsbee, Pettersson, Buchanan, Richard. — Aräometer.

B. Ergebnisse.

Chemismus des Süßwassers. — Gasgehalt des Wassers und Planktonleben. — Kieselsäure. — Stickstoffverbindungen. — Teichdüngung. — Kalkgehalt und Planktonverbreitung. — Chemismus des Meerwassers und des Wassers der Salzseen. — Salzgehalt. — Abhängigkeit des Planktons vom Salzgehalt der Nord- und Ostsee. — Salzgehalt im Mittelmeer, in der Adria und im Roten Meer. — Salzgehalt im Oberflächen- und Tiefenwasser. — Stenohaline Planktonten. — Gasgehalt des Meerwassers. — Sauerstoffverbrauch einiger Planktonten. — Verteilung von Sauerstoff, Schwefelwasserstoff und Plankton im Kaspisee. — Kohlensäuregehalt des Meerwassers. — Stickstoffgehalt. — Brandts Lehre vom Stoffwechsel im Meere. — Planktonlarvenzucht in künstlichem Seewasser. — Literatur . . . . . 17—48

3. Temperatur des Wassers.

A. Apparate.

Pinselthermometer. — Maximum-Minimumthermometer. — Umkippthermometer.

Digitized by Google

B. Ergebnisse. Seite

Forels Einteilung der Seen. — Thermische Schichtung. — Thermische Perioden. — Sprungschicht. — Thermik der Alpenseen. — Eisabschluß. — Einfluß der Wassertemperatur auf das Limnoplankton. — Eurytherme und stenotherme Planktonten. — Temperatur der Ozeane. — Tiefseetemperaturen. — Sprungschicht im Meere. — Einfluß der Wassertemperatur auf das Haliplankton. — Theorien von Ross und Chun. — Eisberge und Plankton. — Literatur . . . . 48—72

4. Lichtverhältnisse des Wassers.

A. Apparate.

Secchi-Scheibe. — Versenkung leuchtender Körper. — Versenkung photographischer Platten. — Petterssons Photometer. — Linsbauers Photometer.

B. Ergebnisse.

Sichttiefen in Seen und Meeren. — Planktonquantität und Transparenz. — Maximum und Minimum der Transparenz. — Reaktionstiefe der photographischen Platte und Beginn der aphotischen Region. — Lichtintensitätsabnahme im Wasser nach Versuchen von Regnard und Linsbauer. — Lichtintensität und Phytoplankton. — Euphotische, dysphotische und aphotische Region. — Tiefsee. — Wasserblüte und vertikale Planktonwanderung. — Literatur . . . . . 72—84

5. Die Farbe des Wassers.

A. Apparate.

Forels Farbenskala. — Die Farbe einiger Seen und Meere. — Farbenskalen nach Ule, Burckhardt, Lorenz.

B. Ergebnisse.

Allgemeine Ursachen der Färbung des Wassers. — Planktonqualität und -quantität und Wasserfarbe. — Das Rote Meer. — Verfärbung des Meerwassers durch Planktonten. — Verfärbung des Süßwassers durch Planktonten. — Wasserblüte. — Literatur . . . . . 84—98

6. Geruch des Wassers.

Whipples Einteilung. — Geruch der Schizophyceen und Peridineen. — Veilchenduft und Ozongeruch. — Korallengeruch. — Planktonöl. — Literatur . . . . . 98—101

7. Die Druckverhältnisse des Wassers.

Druckzunahme und Plankton der Tiefsee. — Experimente über Druckempfindlichkeit. — Trommelsucht der Tiefseefische. — Anpassung der Coregoneneier an hohen Druck. — Druck- und Temperaturverhältnisse der Tiefsee. — Literatur. . . . . 101—103

8. Die Bewegung des Wassers und meteorologische Einflüsse.

I. a) Wellenbewegung. — Größe der Wellen. — Limnoplankton bei Wellengang. — Haliplankton bei Seegang. — Kenternde Planktonten. — Dofleins Stillwasserfauna.

Digitized by Google

Seite

b) Strömungen. α) horizontale. Zu- und Abflußverhältnisse im Genfersee. — Kofoids Gesetz. — Schröders Gesetz. — Studium der Meeresströmungen. — Quallen als Strömungsweiser. — Strommesser. — Der Golfstrom. — Stromverhältnisse im Mittelmeer und in der Adria.

β) vertikale. Bedeutung der Konvektionsströmungen für das Plankton.

c) Gezeiten. Planktonquantität bei Ebbe und Flut. — Die Straße von Messina. — Pegelbeobachtungen im Süßwasser. — Wasserstand und Limnoplankton.

II. Meteorologische Einflüsse. Winde. — Bora und Adriaplankton. — Tierströme oder Zookorrenten. — Oberflächenfauna. — Einfluß des Regens auf die Planktonverteilung. — Triester und Neapler Plankton bei Scirocco. — Einfluß der Gewitter auf das Plankton. — Verhalten des Neapler Planktons beim letzten Vesuvausbruch. — Literatur . . . . . 103—121

Kapitel III. **Methodik der Planktonforschung.**

1. Fangapparate für qualitative Planktonforschung.

Müllernetz. — Müllergaze. — Andere Netzstoffe. — Netzsack und Eimer. — Vertikalnetz. — Planktongrippo. — Oberflächenkurre. — Dreischerbretternetz. — Seile und Stahltrosse. — Schlittennetze. — Schließnetze. — Helgoländer Brutnetze. — Turbyne-Netz. — Tannernetz. — Schließnetze nach Marsh, Bruce, Burckhardt, Apstein, Palumbo, Petersen-Chun, Fowler, Lakowitz, Cori, Voigt, Monaco, Giesbrecht und Richard. — Fischerei bei voller Fahrt: Filet Buchet, Modelle von Richard, Hensen, Viguier, Borgert, Apstein, Zacharias, Volk. — Planktonfanggefäße nach Peck-Harrington, Whipple, Fischer, Pfenniger, Portier und Richard, Kofoid. — Planktonpumpen nach Frenzel, Fordyce, Volk, Lohmann. — Planktonfang mit der Schiffspumpe. — Kritik der Methoden. — Fischerei mit künstlichem Licht . . . . . 122—150

2. Fangapparate für quantitative Planktonforschung.

Hensens vertikal fischende, quantitative Planktonnetze. — Stufenfänge. — Vollplankton, Fangplankton nnd Fangverlust. — Filtrationswiderstand. — Filtrationskoeffizient. — Netz, Pumpe, Filter, Appendiculariengehäuse und Zentrifuge. — Literatur. . . . . 150—163

3. Beobachten, Züchten, Konservieren und Färben des Planktons.

Lupenbeobachtung. — Hensens Zählmikroskop. — Untersuchung lebhaft sich bewegender Objekte. — Zeichnung und Photographie. — Künstliche Zucht von Planktonten. — Zucht planktonischer Hummer- und Fischlarven für praktische Zwecke. — Fixierung und Konservierung des Planktons. — Zentrifuge und Auftriebsieb. — Senkmethode. — Aufbewahren der Planktonfänge. — Fangjournal. — Literatur. . 163—173

4. Die statistische Planktonforschung und ihre Methoden.

A. Variationsstatistik. — Varianten. — Frequenz- oder Häufigkeitszahlen. — Variationsreihe. — Variationsindex. — Variationskurven.

Digitized by Google

Seite

B. Planktonpopulationsstatistik. — Der erste Planktonzähler Scoresby. — Hensens Filtrator. — 1. Volumbestimmung. — a) Rohvolumen (Fang- oder Setzvolumen). — b) Dichtes Volumen. — c) Absolutes Volumen. — 2. Gewichtsbestimmung. — 3. Chemische Analyse. — 4. Zählung. — Hensens Stempelpipette. — Zählmikroskop. — Setzerkasten. — Ertrag und Einheitsmenge. — Jahreskurven. — Darstellung der Kurven. — Literatur . . . . . 173—187

Kapitel IV. **Anpassungserscheinungen des Planktons.**

1. Schwebvermögen.

„Fliegende" Planktonten. — Am Wasserspiegel lebende Planktonten. — Mittel zur Erhöhung der Schwebfähigkeit bei den Hauptgruppen des Planktons. — Literatur . . . . . 188—228

2. Theorie des Schwebens.

Begriff des „Schweben." — Übergewicht. — Formwiderstand. — Viskosität. — Die Formel der Sinkgeschwindigkeit. — Ceratien im Guinea- und Südäquatorialstrom. — Größenunterschiede einiger Planktonten als Lokalvariation. — Größenunterschiede von Oberflächen- und Tiefenformen. — Unterschiede im Skelettbau. — Plankton der Hochalpenseen (Daphnien). — Literatur . . . . . 229—238

3. Temporalvariation.

Zyklomorphosen bei Süßwasserdiatomeen und Protozoen, Rotatorien, Cladoceren, Copepoden. — Eine zweite Art von Temporalvariation. — Erklärungsversuche der Temporalvariation von Wesenberg-Lund und Ostwald. — Ausnahmen. — Temporalvariation und Fortpflanzung. — Literatur . . . . . 238—253

4. Fortpflanzungsverhältnisse der Planktonten.

Geringe Vermehrungsfähigkeit. — Eizahl. — Langsames Tempo der Vermehrung. — Plankton und Benthos. — Perennierende und temporäre Planktonten. — Benthonische Ruhezustände der Planktonten. — Hertwigs „Kernplasmarelation". — Einfluß der Wassertemperatur. — Weismanns Lehre der zyklischen Fortpflanzung. — Bedeutung des Benthos für die Fortpflanzung des Haliplanktons. — Schwebe- und Mikrosporen der Diatomeen. — Larven von Benthostieren im Haliplankton. — Der Palolo. — Nächtliches Ausschwärmen der Larven. — Vermehrungsfuß einiger Planktonten. — Das Lebensalter einiger Planktonten. — Copepodenentwicklung in Zirkelströmen. — Dissogonie der Ctenophoren. — Tagesgrade. — Ihre Bedeutung für die praktische Ichthyologie. — Literatur . . . . . 253—275

5. Die Farbe der Planktonten.

Farblosigkeit und Durchsichtigkeit. — Blaue Farben als Mimetismus durch Homochromie. — Grüne Planktonten. — Gelbe und rote Planktonten. — Farbe des Tiefseeplanktons. — Bedeutung der Rotfärbung. — Biologische Gruppierung des Planktons nach der Farbe.

Digitized by Google

Seite

Schmuckfarben und irisierende Planktonten. — Chemismus und physiologische Bedeutung der Farben des Planktons. — Literatur . . . . 275—290

6. Lichtproduktion (Meerleuchten) und Lichtperzeption.

Historische Daten über Meerleuchten. — Arten des Meerleuchtens. — Leuchtende Pflanzen und Tiere des Pelagials. — Art des Leuchtens und Leuchtorgane. — Physikalische Eigenschaften des Organismenlichtes. — Zweck des Leuchtens. — Die Augen der Planktontiere. — Literatur . . . . . 291—334

Kapitel V. **Die biologische Schichtung des Planktons.**

1. Die vertikale Verteilung und vertikale Wanderung des Limnoplanktons.

Die biologische Schichtung in norddeutschen und in Alpenseen. — Untere Grenze in tiefen Seen. — Jahreszeitliche Schwankungen. — Einfluß auf die Verteilung der Fische. — Verteilung des Phytoplanktons. — Nährschicht und Speicherschicht. — Veränderungen in der vertikalen Verteilung des Phytoplanktons und was sie verursacht. — Vertikale Verteilung des Zooplanktons. — Schichtenfolge. — Vertikale Wanderungen des Zooplanktons. — Verschiedenheiten im Ablauf des Phänomens. — Reihenfolge der wandernden Planktonten. — Bedeutung der Wanderung für die Praxis. — Literatur . . . . . 335—353

2. Die vertikale Verteilung und die vertikale Wanderung des Haliplanktons.

Azoische Tiefen. — Superfiziale Massenentwicklung — Die vertikale Verteilung der Hauptgruppen des Haliplanktons. — Allgemeine Schemen der Planktonschichtung von Haeckel, Fowler, Chun. — Ansichten Agassiz'. — Die Schichtenfolge des Mittelmeerplanktons nach Lo Bianco. — Temporale Verschiedenheiten der Planktonschichtung. — Vertikale Wanderungen des Haliplanktons. — Amplitude derselben. — Chuns jährliche Wanderungen des Haliplanktons (chimo-pelagische Planktonten Haeckels). — Ontogenetische Wanderungen. — Vertikale Wanderungen der Tiefseeplanktonten. — Literatur . . . . . 353—383

3. Die Ursachen der aktiven (vertikalen) Wanderung des Planktons.

Ältere Ansichten. — Loebs Heliotropismus. — Umkehr phototaktischer Bewegungen. — Theorie der Tropismen nach Loeb und Ostwald. — Thermo-, Geo-, Rheo-, Stereo-(= Thigmo-), Baro-, Chemo- und Galvanotaxis. — Die taktische Reizfähigkeit eine zweckmäßige Anpassung. — Ostwalds Erklärungsversuch der vertikalen Wanderung. — Literatur . . . . . 383—395

Kapitel VI. **Die horizontale Verteilung des Planktons.**

1. Der Einfluß des Ufers auf das Limnoplankton.

Bewohner der vadalen und profundalen Region. — Abgrenzung der limnetischen Region. — Vermischung des Limnoplanktons mit

Digitized by Google

Seite

vadalen und profundalen Elementen. — Einteilung der limnetischen Planktonten. — Literatur . . . . . 396—403

2. Helo- und Potamoplankton.

Definition der Begriffe See und Teich. — Charakteristik des Heloplanktons. — Bedeutung und Wert des Heloplanktons für die Biologie und Praxis. — Charakteristik des Potamoplanktons. — Sein Artenreichtum. — Biologische Gruppierung der potamischen Planktonten. — Horizontale und vertikale Verbreitung des Potamoplanktons. — Für seine Entwicklung maßgebende Faktoren. — Biologische Wasseranalyse und Selbstreinigung der Flüsse. — Literatur . . . . . 403—420

3. Das Plankton der Salzseen und das Brackwasser-(Hyphalmyro)-Plankton.

Klassifikation der Seen. — Planktonreichtum der Salzseen. — Zusammensetzung des Salzseenplanktons. — Haliplanktonten in Süßwasserseen. — Plankton des Suez- und Kaiser-Wilhelm-Kanales. — Brackwasserplankton. — Watten als Planktonfriedhöfe. — Zusammensetzung des Brackwasserplanktons. — Ausbreitung des Hyphalmyroplanktons an Strommündungen. — Die Zonen der Tocantinsmündung. — Literatur . . . . . 420—438

4. Der Einfluß der Küste auf das Haliplankton.

A. Ozeanisches und neritisches Plankton.

Holo- und meroplanktonische Organismen, ozeanische und neritische Planktonten. — Atolle als Planktonfallen. — Abgrenzung der Gebiete des neritischen und ozeanischen Planktons. — Die Hochsee als Grab des Küstenplanktons. — Neritische Planktonten als Strömungsweiser.

B. Die Sargassosee.

Historische Daten. — Isophykoden. — Tierwelt der Sargassosee.

C. Bedeutung der Küste für die Planktonphylogenie.

Das Plankton der Halostase. — Die Meeresküste als Geburtsstätte des Pelagials. — Fossile Planktonten. — Larvale Charaktere der Zooplanktonten. — Urplankton und Neoplankton. — Bedeutung der „mud-line". — Pfeffers Hypothese. — Der im Tertiär beginnende Klimawechsel. — Die Sargassosee der Vorwelt. — Literatur . . . . 438—456

Kapitel VII. **Die geographische Verbreitung des Planktons.**

1. Die geographische Verbreitung des Haliplanktons.

Die bei der Verbreitung des Haliplanktons wichtigsten Faktoren (biologische, topographische und klimatologische). — Die Verbreitung neritischer Planktonten, erklärt aus der Verbreitung litoraler Benthostiere. — Verbreitung neritischer Diatomeen der Nordmeere. — Übersicht der geographischen Verbreitung des Küstenplanktons. — Die Verbreitung des Hochseeplanktons. — Das südatlantische und indische Phytoplankton. — Verbreitung einiger Planktonten (Bakterien, Schizo-

Digitized by Google

Seite

phyceen, Diatomeen, Peridineen, Tintinnen, Foraminiferen, Radiolarien, Coelenteraten, Würmer, Krebse, Mollusken, Tunicaten, Fische) hauptsächlich im Atlantik auf Grund der Ergebnisse der Planktonexpedition. — Übersicht der geographischen Verbreitung des Hochseeplanktons. — Bipolarität. — Pfeffer-Murrays Reliktenhypothese. — Ortmann-Chunsche und Meisenheimers Migrationshypothese. — Literatur . . . . . 457—509

2. Die geographische Verbreitung des Limnoplanktons.

Abstammung des Süßwasserplanktons. — Pavesis Reliktenhypothese. — Besiedelung der Süßwasserbecken. — Aktive und passive Wanderung. — Nordischer Ursprung der alpinen Planktonwelt. — Die Eiszeit. — Gegenwärtige Verbreitung einiger Planktonkruster in den Alpen. — Interglaziale Einwanderer. — Endemische Formen der Mittelmeerländer. — Marine Reliktenformen. — Mysis und Limnocalanus macrurus. — Verbreitung der Eurytemora. — Geographische Verbreitung einiger Planktonten in Europa. — Verbreitung einiger Planktoncopepoden in den Süßwässern der Erde. — Verbreitung der europäischen Cladoceren. — Literatur . . . . . 509—535

Kapitel VIII. **Temporale Planktonverteilung.**

1. Planktonkalender und Jahreskurve des Limnoplanktons.

Temporale Verteilung einiger Limnoplanktonten (Bakterien, Schizophyceen, Diatomeen, Chlorophyceen, Peridineen, Rhizopoden, Infusorien, Rotatorien, Cladoceren und Copepoden). — Rohvolumen. — Jahreskurve. — Jahreskurve nahe verwandter Planktonten. — Jahreskurven in tiefen und seichten Seen. — Vorschreiten des Produktionsmaximums vom Ufer gegen die Seenmitte. — Die Jahreskurve abhängig von der Planktonqualität, der geographischen Lage des Sees, den Temperaturverhältnissen. — Ein- und zweigipflige Kurven. — Variation der Jahreskurve in einzelnen Jahrgängen. — Literatur . . 536—558

2. Planktonkalender und Jahreskurve des Haliplanktons.

Planktonkalender des Triester Golfes im Vergleich mit dem anderer Häfen des Mittelmeeres und der Nordmeere. — Einige allgemeine Ergebnisse. — Literatur . . . . . 558—588

Kapitel IX. **Die Bedeutung des Planktons im Haushalte der Natur.**

Der Reichtum des Hydrobios und die Menge des Planktons. — Tierschwärme und Ansammlungen. — Die Planktonkurve des „National". — Planktonreichtum kalter Meere; Erklärung desselben. — Planktonproduktion in Süßwässern verschiedener Breiten. — Das Verhältnis von Produzenten zu Konsumenten. — Nahrungswert des Zooplanktons. — Schutzmittel. — Symbiose und Parasitismus. — Bau des Verdauungsapparates und Art der Ernährung des Zooplanktons. — Nesselzellen und Hypnotoxin. — Trophologie der wichtigsten Zooplanktontypen. — Nahrung planktonischer Fischlarven und Jungfische. — Limnoplankton und Süßwasserfische. — Nahrung der Clupeiden. —

Digitized by Google

Seite

Planktophagen unter den Vögeln, Robben und Walen. — Kril und Lodde. — Planktonzehrende Benthosformen. — Anpassung der Tiefseefauna an den Planktonregen. — Ozeanische Bodenablagerungen. — Kreide. — Bodenablagerungen der Süßwasserbecken. — Tripel und Kieselguhr. — Gytje. — Faulschlamm, Sapropelgesteine, Petroleum und Salzlager. — Cannelkohle. — Chemische Analysen einiger Planktonten. — Chemismus der Fisch- und Viehweide. — Chemismus des Planktons und der Fische. — Kreislauf des Fettes im Meere. — Pütters Untersuchungen über die Ernährung der Wassertiere. — Literatur . . . . . 589—667

Kapitel X. Die Bedeutung des Planktons für den Menschen.

Schädliche Planktonten. — Quallen. — Bakterien. — Mare sporco. — Svaev der Nordmeere. — Aka-shiwo der Japaner. — Durch Planktonalgen verpestetes Süßwasser. — Nützliche Planktonten. — Eßbare Medusen und Planktonpastetchen. — Plankton als Futter bei künstlicher Fischzucht. — Heloplankton als Indikator des Nährstoffgehaltes der Fischteiche. — Nahrungsuntersuchung und Bonitierung der Fischteiche. — Becherglasmethode von Zuntz und Knauthe. — Düngung, Fütterung und Dubisch-Verfahren. — Bedeutung des Planktons bei der Selbstreinigung des Wassers. — Die Planktologie im Dienste der marinen Fischerei. — Quantität der Nutzfische und Nahrungsmenge. — Künstliche Zucht von Seefischen. — Planktonkunde als Unterrichtsgegenstand. — Planktonformen als Kunstformen der Natur. — Literatur . . . . . 668—691

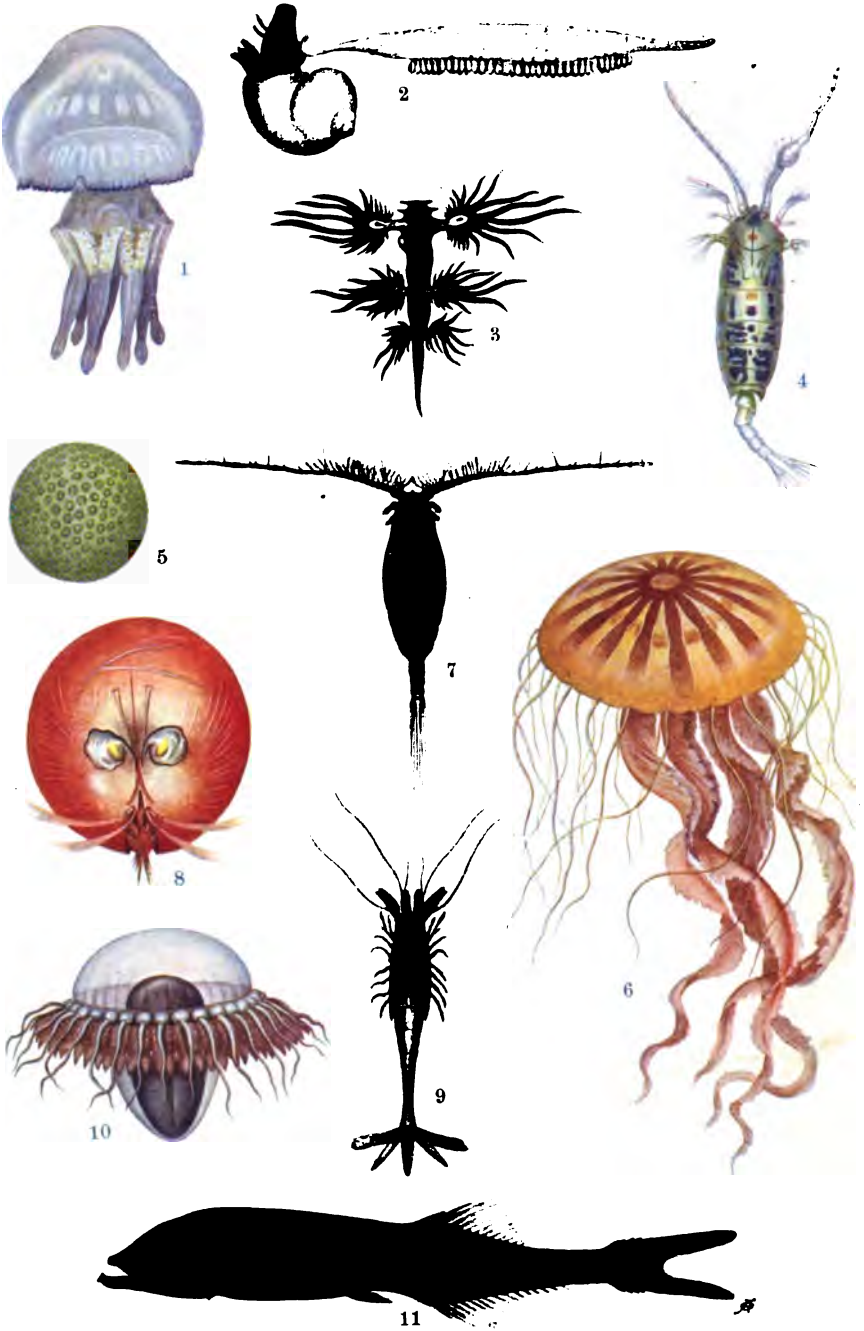
Sachregister . . . . . 692—723

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Färbung mariner Planktonten.



Blaue und violette Oberflächenformen:

1. *Rhizostoma pulmo* (Nach Schmeil).
2. *Janthina fragilis* (Nach Leunis und Lesueur).
3. *Glaucus eucharis* (Nach Lesueur).
4. *Anomalocera patersoni* (Nach Giesbrecht).

Grüne Planktonten:

5. *Halosphaera viridis* (Nach Schmitz).

Gelbe und braune Organismen:

6. *Chrysaora mediterranea* (Nach Haeckel))

Rote Tiefseeformen:

7. *Gaetanus krappi* (Nach Lo Bianco).
8. *Gigantocypris agassizi* (Nach Müller).
9. *Eucopia australis* (Nach Lo Bianco).

Dunkelviolette, purpurne oder schwarze Tiefseetiere:

10. *Atolla chuni* (Nach Vanhöffen).
11. *Cyclothone lirida* (Nach Brauer)

Google

Kapitel I.

Einleitung.

Die Planktonkunde oder Planktologie befaßt sich mit der Erforschung jener im freien Wasser schwebenden, größtenteils mikroskopischen Lebewesen, die wir heute mit dem Namen Plankton bezeichnen. Der Ausdruck Plankton wurde im Jahre 1887 von dem Kieler Physiologen V. Hensen in die Wissenschaft eingeführt und stammt von dem griechischen *πλάζω* (herumirren), *πλαγκτός* (herumirrend).[1]) Hensen nennt Plankton „Alles, was im Wasser treibt", im Gegensatze zu dem Festsitzenden, auf dem Boden Kriechenden, oder dem, was eigene Bahnen, unabhängig von Wind und Strömungen, verfolgt.

Die Planktonorganismen oder Planktonten sind also größtenteils kleine Lebewesen, die ohne Eigenbewegung oder ungeachtet derselben hilflos im Wasser treiben wie der edle Dulder Odysseus, „*ὃς μάλα πόλλα πλάγχθη*", und die Planktologie ist demnach die Lehre von den schwebenden Wasserorganismen.

Die Kenntnis der Planktonorganismen ist älter, als man vermuten würde. Schon bei Plato (geb. 429 v. Chr.) finden wir (Philebus 21c) die „*ἁλιπνεύμονες*", die Seelungen (pulmones marini der Römer) erwähnt, die Schirmquallen (s. Fig. 1 der Farbentafel). Älian erzählt im 3. Jhh. n. Chr. von einem Seegewächse, dessen mohnkopfartige Frucht ein flimmerndes, nächtliches Licht ausstrahle; ich vermute, daß es sich hier um die *Salpa africana-maxima* des Mittelmeeres gehandelt haben dürfte.

Ohne Zweifel hatten die Alten nicht nur vom „Makroplankton" (Großplankton), wozu u. a. Schirmquallen und Salpen gehören, sondern auch von den mikroskopischen Planktonten des Süß- und Seewassers eine einigermaßen klare Vorstellung. Wir werden kaum fehlgehen, wenn wir bei den von Aristoteles (geb. 384 v. Chr.) gebrauchten Ausdrücken *ἀφύη* und *ἀφρός* („Fischbrut" oder „Schaum des Meeres" der Übersetzer) zunächst an Plankton denken.

Daraus entstehen die Fische, „welche weder Eier legen noch lebendige Junge gebären", also, wie wir heute sagen würden, die pelagischen Fische.[2]) „Diese Art Aphye . . . geht zugrunde, wenn

1) Wohl nicht von *πλανάω* (herumirren), wie Hensen angibt.

2) *ἐκ δὲ μιᾶς ἀφύης, οἷον τῆς ἐν τῷ Ἀθηναίων λιμένι, οἱ ἐγκρασίχολοι καλούμενοι (γίγνονται).*

Digitized by Google

sie längere Zeit existiert hat, jedoch bildet sich wieder neue, weshalb sie mit Ausnahme eines kurzen Zeitraumes fast während des ganzen übrigen Jahres angetroffen wird." „Manchmal wird auch auf der Oberfläche des Meeres bei gutem Wetter eine solche Masse herangetrieben, [in welcher sich diese Schaumfischchen wie die Würmer im Kot zusammenballen], an den Stellen der Oberfläche, wo sich dergleichen gebildet hat." Schlecht nennt Aristoteles die Arten von Aphye, die sehr schnell wachsen und an beschatteten und sumpfigen Stellen entstehen, wenn heiteres Wetter eingetreten ist und der Boden sich erwärmt. Vielleicht ist damit die „Wasserblüte" gemeint, ein Phänomen, das jedenfalls Plinius bekannt war, der die blutrote Färbung des Vulsivischen Sees beschreibt.

Die genauesten Kenntnisse von der Existenz des Planktons, lange noch bevor die Wissenschaft sich mit seiner Erforschung befaßte, dürfen wir bei den Berufsfischern vermuten. Denselben ist bekannt, daß gewisse pelagische Fische den Planktonschwärmen nachziehen.

Die norwegischen Fischer z. B. betrachten die Salpen als Vorboten eines guten Heringsfanges und nennen sie Silderäk oder Silderokker (von Sild, Hering, und räke oder roke, mit dem Strom treiben). Wenn die Salpen ausgeprägte Golfstromtiere sind, deren Annäherung an die Küste also ein Abbiegen des Golfstromes in diese Richtung in sich faßt, so können sie vielleicht insofern Vorboten des Herings sein, als der Golfstrom bei diesem Anschwemmen gegen die Küste das Heringe enthaltende sogenannte Bankwasser vor sich hertreibt (Aurivillius).

Als „Maidre" bezeichnen die Fischer vom Firth of Forth Planktonmassen, die vorzugsweise aus Entomostraken, kleinen Krebschen, bestehen. „Whalaat" nennt der Waljäger die Myriaden kleiner Flügelschnecken, die die nordischen Meere bevölkern, „Kril" heißen bei den Lappländern planktonische Kruster, in deren Nähe sich Blauwale aufzuhalten pflegen; die zierlichen Phronimiden tauften italienische Fischer zu Ehren ihrer Neapler Berufsgenossen „Napoletani", und wenn der adriatische Sardinenfischer fein zerstampfte Muscheln und Krebse, die wie ein feiner Staub im Wasser absinken, als „esca" (Köder) verwendet, so lockt er seine Beute mit — künstlichem Plankton an: „Che i pessi crede, che sia plancton!" (Daß die Fische meinen, es sei Plankton) versicherte mir, stolz auf seine biologischen Kenntnisse, ein Gradenser Fischer.

Sogar einzelne mikroskopische Planktonten wissen die italienischen Fischer mit Namen zu benennen. „Punti verdi" nennen z. B. die Neapler Fischer die *Halosphaera viridis* (Fig. 5 der Farbentafel) und die „fliegenden Copepoden" unserer Adria (*Anomalocera patersoni*) heißen bei den Fischern von Rovigno „ociussi" (Fig. 4 d. Farbentafel).

Digitized by Google

Auch die allerersten — Planktonzählungen verdanken wir nicht etwa einem vertrockneten Stubengelehrten, sondern einem wetterfesten Waljäger aus dem Anfang des vorigen Jahrhunderts, nachdem schon im 16. Jahrhundert ein englischer Seefahrer, Sir John Hawkins, auf die außerordentliche Reichhaltigkeit des pelagischen Lebens hingewiesen hatte (J. Thoulet).

Die wissenschaftliche Erforschung des Planktons aber beginnt erst mit der Erfindung des Mikroskops (A. van Leeuwenhoek, 1632—1723), allerdings zunächst in dem beschränkten Maße genauer Beschreibung, sorgfältiger Zeichnung und gewissenhafter Katalogisierung der gefundenen Formen. Die umfassende, zielbewußte Erforschung der „pelagischen" Lebewelt, speziell der marinen (von πέλαγος, das Meer), ist indessen kaum viel älter als 60 Jahre.

Im Jahre 1845 begann Johannes Müller auf Helgoland mühsam durch „mikroskopische Untersuchung des eingebrachten Seewassers" Echinodermenlarven zum Studium ihrer Entwicklung zu sammeln und sprach damals zu seinem Schüler E. Haeckel die denkwürdigen Worte: „Da können Sie noch viel tun; und wenn Sie erst recht in diese pelagische Zauberwelt hineinkommen, werden Sie bald sehen, daß man nicht wieder davon loskommen kann."

An die Stelle der primitiven, ursprünglichen Fangmethode trat später die „Fischerei mittels des feinen pelagischen Netzes", dessen sich Johannes Müller und seine Schüler mit bestem Erfolge bedienten, ja das „Müllersche Netz" bildete von nun ab eines der wichtigsten Instrumente aller an die See ziehenden Zoologen. Sie wählten ihre Studienobjekte schon damals mit Vorliebe aus der fast unerschöpflichen Formenmannigfaltigkeit des „pelagischen Auftriebes", wie damals das Plankton allgemein genannt wurde, weil man meinte, es lebe ausschließlich an der Oberfläche des Meeres. Da machte man bei den Tiefenlotungen der Korvette „Gazelle" (1874—76) die Beobachtung, daß sich an der Lotleine am häufigsten aus Tiefen von 800 bis 1500 Faden bisher unbekannte Siphonophoren verfangen hatten. Das ließ schon das Vorkommen pelagischer Tiere auch in tieferen Wasserschichten vermuten.

Als nun gar zur selben Zeit, reich mit Schätzen beladen, die Challenger-Expedition (1873—76) heimkehrte, wußten die beiden Zoologen derselben, Thomson und Murray, zu berichten, daß das Meer bis zu 1000 Faden Tiefe von Plankton bevölkert sei. „Wir haben nirgends eine wirklich unfruchtbare, von organischem Leben entblößte Region angetroffen"; ja sogar eine spezielle pelagische Tiefenfauna war entdeckt worden. Alex. Agassiz (Blake-Expedition 1878)

Digitized by Google

erklärte zwar bald darnach auf Grund von „exakten Experimenten", die mittels des unvollkommenen „Sigsbeeschen Zylinders" angestellt worden waren, daß das Tiefenwasser der Ozeane azoisch sei und das Plankton nicht unter 100 Faden hinabgehe, allein die Behauptungen konnten den von der italienischen „Vettor Pisani-Expedition" (1884) [die zum ersten Male statt der bisher üblichen offenen Netze mit einem Schließnetz gearbeitet hatte] erbrachten Gegenbeweisen nicht standhalten.

Für das lebhafte Interesse, das man fortan der Planktonforschung entgegenbrachte, spricht die Entsendung der deutschen National-Expedition unter Hensens Leitung (1889), die sich ausschließlich mit dem Studium des nordatlantischen Planktons zu befassen hatte, und auch bei allen folgenden, in schönem Wettstreit von den verschiedensten Staaten ausgerüsteten, wissenschaftlichen Expeditionen bildete die Erforschung des Planktons einen wichtigen Programmpunkt; wir nennen u. a. die österreichische Pola-Expedition (1890—97), die deutsche Tiefsee-Expedition (Valdivia, 1898—99), ferner die Reisen des Fürsten von Monaco (seit 1885), Nansens Nordpolfahrt auf der Fram (1893—96), die Serie der antarktischen Expeditionen: Belgica (1897—99), Scotia (1903—4), die schwedische, französische, englische und deutsche antarktische Expedition der Jahre 1901—1903, die internationalen Terminfahrten zur Erforschung der Nordmeere seit 1901.

Ja über dem intensiven Studium des marinen Planktons vergaß man das Nächstliegende: die Erforschung der Planktonverhältnisse unserer heimischen Süßwasserseen. Ohne die Verdienste schmälern zu wollen, die sich O. F. Müller (1730—1784), der „dänische Fürst mikroskopischer Forschung", wie ihn Ehrenberg nennt, Ehrenberg selbst (1795—1876) und noch viele andere um die Erforschung der Mikrofauna und -flora des Süßwassers erworben, müssen wir doch das planmäßige Studium der Lebensverhältnisse des Limnoplanktons als eine Errungenschaft der neuesten Zeit betrachten. Es sind vorzüglich Forel, Weißmann und Fritsch, die wir als Begründer der modernen Limnologie anzusehen haben.

Heute hat bereits jeder Kulturstaat einen Stab von tüchtigen Planktologen aufzuweisen, fast an sämtlichen biologischen Stationen, die in den letzten Dezennien an den Meeresküsten und an den Ufern der Seen und Flüsse errichtet wurden, wird über Plankton gearbeitet. Vielfach hat sich die Planktologie in den Dienst der Praxis gestellt und es darf wohl behauptet werden, daß sie zu dem Aufschwung, den die marine wie die Binnenfischerei genommen, ihr gut Teil beigetragen hat.

* * *

Digitized by Google

Wenn wir die gesamte Welt des Lebendigen (Bios des Aristoteles) nicht nach systematischen, sondern nach ethologischen[1]) Gesichtspunkten ordnen wollen, werden wir zunächst zwei Hauptgruppen zu unterscheiden haben: die Gesamtheit der landbewohnenden Organismen (Geobios oder Terrestrial) und die Lebewelt des Wassers (Hydrobios). Die letztere wird wieder unterzuteilen sein in: Halobios, d. i. die marine Flora und Fauna, und Limnobios, die Pflanzen- und Tierwelt des süßen Wassers.

Im besonderen werden wir in dem Lebensbezirk des Hydrobios zu unterscheiden haben: die nichtschwimmenden Organismen oder das Benthos[2]), das sind solche Organismen, die sich nicht dauernd vom Substrat freimachen können, und das Pelagial, das sind alle jene Tiere und Pflanzen, die, unabhängig vom Substrat, schwimmend oder flottierend im Wasser leben.

Nach ihrer mehr oder minder innigen Verbindung mit dem Substrat können wir die benthonischen Organismen wieder unterteilen in sessile (festsitzende) und vagile (kriechende, laufende), ferner nach ihrer Abhängigkeit vom Lichtgenuß und damit nach ihrer Verbreitung in die Tiefe in ein Litoralbenthos oder Litoral und ein Abyssalbenthos oder Abyssal.

Speziell für das Süßwasser wird von Frenzel statt „litoral" der Ausdruck „vadal" vorgeschlagen.

Das Pelagial zerfällt wieder in ein Nekton und Plankton, und wir zählen unter die nekterischen Organismen nach Haeckel die aktiv schwimmenden, unter die planktonischen oder ploterischen die passiv treibenden Organismen.

Im Plankton des Meeres oder Haliplankton (Gegensatz: das Limnoplankton des süßen Wassers) haben wir noch das ozeanische oder Hochseeplankton von dem neritischen oder Küstenplankton abzutrennen.

Trotz des Schwebens im freien Wasser ist das Plankton abhängiger vom Substrat, von der Art und dem Relief des Bodens, als man vermuten würde. Submarine, namentlich bewachsene Hügel, geben

1) Ethologie (von ἔθος, Gewohnheit), früher schlechtweg Biologie genannt, ist die Lehre von den gesamten Lebensverhältnissen der Tiere. Sie zerfällt in die Oecologie (bzw. Chorologie), die sich mit der Erforschung der Beziehungen der Tiere zu ihrem Aufenthaltsorte und mit deren Verbreitung, und in die Trophologie, die sich mit der Erforschung der Nahrung zu befassen hat.

2) Der Ausdruck Benthos wird nicht immer in diesem Sinne gebraucht; oft ist Benthos als Fortsetzung des Litorales nach der Tiefe gleichbedeutend mit „Tiefsee", würde also unserem Abyssalbenthos entsprechen.

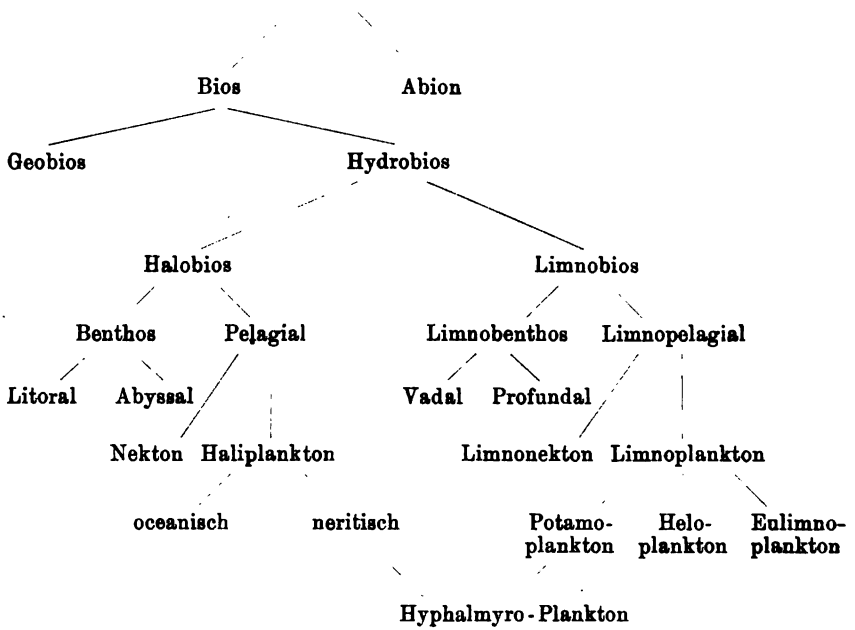
Digitized by Google

dem Hochseeplankton durch das Hinzutreten zahlreicher planktonischer Jugendstadien von Benthostieren einen neritischen Anstrich; die Sargassosee des Nordatlantik, die, wie wir hören werden, dem Litoral des Karaibischen Meeres ihre Entstehung verdankt, zeigt ganz eigenartige Planktonverhältnisse, und schließlich wird der Planktologe bisweilen zur Lösung mancher Fragen auch die Planktonsedimente am Meeresgrunde nicht unbeachtet lassen dürfen.

Viel bedeutender ist natürlich wegen der viel geringeren Flächenausdehnung des „Mediums" die Abhängigkeit des Limnoplanktons von den Bodenverhältnissen.

Wir werden von dem eigentlichen Seenplankton ein Teichplankton oder Heleoplankton[1]) und ein Flußplankton oder Potamoplankton abzutrennen haben, wir werden den Einfluß der Höhe der Wohngewässer über dem Meeresspiegel auf das Plankton festzustellen und endlich als Übergang zwischen dem neritischen Haliplankton und dem Potamoplankton das Plankton des Brackwassers oder das Hyphalmyroplankton zu besprechen haben.

Eine Übersicht über die Stellung des Planktons in der Lebensgemeinde unserer Erde gibt die folgende Zusammenstellung:



1) Von ἕλος (Teich), daher besser Heloplankton (Volk).

Digitized by Google

Es scheint mir nicht überflüssig, wenn ich noch auf den Wert der Systematik für die Planktonkunde hinweise. Bei dem regen Interesse, das man gegenwärtig wieder biologischen Fragen entgegenbringt, werden auch unserem engeren Arbeitsgebiete immer häufiger Forscher zugeführt, denen zugleich mit der systematischen Vorbildung auch das nötige Verständnis für systematische Fragen fehlt. Ihnen kann nicht eindringlich genug gesagt werden, daß die Lösung biologischer Fragen kaum möglich ist, wenn man die Tiere und Pflanzen selbst nicht gründlich kennt. Richtige Bestimmung der Planktonten ist die erste, wichtigste, freilich bisweilen nicht mühelose und selten genügend gewürdigte Vorarbeit für weitere planktonische Studien.

Es gibt kein zusammenfassendes Werk, nach dem sich gegenwärtig jeder Limno- oder Haliplanktont sicher bestimmen ließe. Eine eingehende Kenntnis der gesamten Spezialliteratur ist die notwendige Vorbedingung jeder richtigen Bestimmung. Bei der großen Menge der jetzt schon bekannten Planktonarten ist eine Beherrschung der gesamten, vorliegenden Literatur dem einzelnen nicht mehr möglich. Das Bestreben gewissenhafter Bestimmung führt daher jeden notwendigerweise zur Spezialisierung auf eine oder einige kleinere Gruppen von Planktonten.

Aus diesen Gründen können im folgenden nur einige der wichtigeren Arbeiten über die Systematik der Planktonten aufgezählt werden, die dem Anfänger nur zur ersten Orientierung dienen sollen. Außerdem werden noch solche größere Werke oder Zeitschriften namhaft gemacht, die sich ausschließlich oder doch größtenteils mit der Erforschung des Planktons befassen.

Literatur.

1. Apstein, C. Das Süßwasserplankton. Kiel u. Leipzig, Lipsius & Tischer, 1896.
2. Blochmann, F. Die mikroskopische Tierwelt des Süßwassers. I. Protozoa. 2. Aufl. Hamburg, L. Graefe & Sillem, 1895.
3. Brandt, K., u. Apstein, C. Nordisches Plankton. Kiel u. Leipzig, Lipsius & Tischer (seit 1901) (Botan. Teil vollständig).
4. Bronns Klassen u. Ordnungen des Tierreiches (Protozoen, einige Gruppen der Metazoen). Leipzig, C. F. Winter (seit 1859).
5. Bulletin du Musée Océanographique de Monaco. Monaco, Selbstverlag (seit 1904).
6. Chun, C. Wissenschaftliche Ergebnisse d. Deutschen Tiefseeexpedition. Jena, G. Fischer (seit 1902).
7. Engler & Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien (Bakterien, Algen). Leipzig, W. Engelmann, 1897, 1900.
8. Eyferth, B. Einfachste Lebensformen des Tier- und Pflanzenreiches. 3. Aufl. Braunschweig, W. Schönichen & A. Kalberlah, 1900.

Digitized by Google

9. Fauna u. Flora des Golfes von Neapel. Herausgegeben v. d. zool. Station in Neapel. Berlin, R. Friedländer & Sohn (seit 1880).
10. Forel, F. A. Le Léman. Lausanne, F. Rouge. 3 Bde. 1902.
11. Haeckel, E. Plankton-Studien. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 25. 1891.
12. Hensen, V. Ergebnisse der Planktonexpedition der Humboldtstiftung. Kiel u. Leipzig, Lipsius & Tischer (seit 1895).
13. Johnstone, J. Contributions of live in the sea. Cambridge, University Press. 1908.
14. Kirchner, O. Die mikroskopische Pflanzenwelt d. Süßwassers. 2. Aufl. Hamburg, L. Graefe & Sillem, 1891.
15. Lampert, K. Das Leben der Binnengewässer. 2. Aufl. Leipzig, Tauchnitz, 1907—8.
16. Lemmermann, E. Phytoplankton d. Meeres. Abh. nat. Ver. Bremen. Bd. 16, 17, 1899, 1903.
17. Migula, W. System der Bakterien. Jena, G. Fischer, 1900.
18. Publications de circonstance. Conseil permanent international pour l'exploration de la mer. Høst & Fils, Copenhague.
19. Report of the Challenger Expedition. Eyre & Spottiswoode, London (vollständig, seit 1881).
20. Revue, Internationale, der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. Leipzig, W. Klinkhardt (seit 1908).
21. Rousseau, E. Annales de Biologie Lacustre. Bruxelles, F. Vanbuggenhoudt (seit 1906).
22. Schütt, F. Analytische Planktonstudien. Kiel u. Leipzig, Lipsius 1892.
23. Seligo, A. Tiere u. Pflanzen des Seenplanktons. Mikrolog. Bibl. Bd. 3. Stuttgart 1908.
24. Tierreich, Das. Eine Zusammenstellung u. Kennzeichnung d. rezenten Tierformen. Berlin, R. Friedländer & Sohn (seit 1896).
25. Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. Herausgegeben v. d. Kommission z. Unters. d. deutsch. Meere in Kiel und der Biolog. Anstalt auf Helgoland. Kiel, Schmidt u. Klaunig (früher unter anderem Titel) (seit 1873).
26. Zacharias, O. Die Tier- und Pflanzenwelt des Süßwassers. 2 Bde. Leipzig, J. J. Weber, 1891.
27. Zacharias, O. Archiv für Hydrographie u. Planktonkunde. Stuttgart, E. Schweizerbart (früher unter anderem Titel) (seit 1893).
28. Zacharias, O. Das Süßwasserplankton. Leipzig, B. G. Teubner, 1907.

Digitized by Google

Kapitel II.

Das Wasser.

Das Studium des Hydrobios ist seit langer Zeit eine der vornehmsten und schönsten Aufgaben der Naturforschung und wenn auch die schon von den Schullaboratorien ab etwas einseitige Bevorzugung der Wasserfauna dem Zoologen von heute vielfach den Spottnamen eines „Wasserzoologen" eingetragen hat, so können wir dieser Erscheinung ihre Berechtigung nicht versagen. Verlegt doch ein, ich möchte sagen, frommer Forscherglaube in Übereinstimmung mit den Mythen vieler Kulturvölker den Ursprung alles Lebens in das Meer, und darum ist es wohl für den Biologen naheliegend, vor allem an den Bewohnern dieser Urheimat des Lebens das Leben selbst in seiner reichsten Mannigfaltigkeit zu beobachten.

Aber auch in bezug auf die räumliche Ausdehnung seines Wohngebietes steht das Hydrobios an erster Stelle: 73% der Erdoberfläche ist von Wasser bedeckt; davon entfallen 35% auf den Pazifik, 18% auf den Atlantik, 15% auf den Indik und je 4% auf das nördliche und südliche Eismeer. Dabei drängen sich die Festlandmassen auf der nördlichen Halbkugel zusammen; sie ist daher wasserärmer als die südliche. „In Zahlen ausgedrückt stellt sich für die Wasserbedeckung südlich des Gleichers zu jener nördlich desselben das Verhältnis wie 10 : 7" (Attlmayr).

Wie in seiner horizontalen Entfaltung geht der Pazifik auch in seiner Ausbreitung in die Tiefe (Maximum Nerotiefe in der Nähe der Insel Guam: 9636 m) den übrigen Ozeanen voran.

Im Verhältnis zu den riesigen Dimensionen dieser Becken, deren Wasser an dem großen Kreislauf des flüssigen Elementes auf unserem Erdballe die Hauptrolle zufällt, muß uns ein Süßwassersee in seinen physikalischen und biologischen Verhältnissen wie ein Mikrokosmus erscheinen, wie „eine Welt, die sich selbst genügt". Ist doch der gewaltigste See (Kaspi) nur 439418 qkm groß und für die vergleichsweise geringen Tiefen sind folgende Zahlen beweisend: Baikalsee 1373 (nach a. A. 1447) m, Kaspi 1098 m, Comersee 409 m, Michigan 300 m, Bodensee 252 m, Plöner See 60,5 m.

Aber gerade der Umstand, daß sich im Süßwasser die Lebensprozesse auf einem beschränkteren Raume und infolge eines geringeren

Digitized by Google

Formenreichtums in weit übersichtlicherer Weise abspielen, erhebt die Ergebnisse der Limnologie in gewissem Sinne zu Fundamenten und Prüfsteinen der komplizierteren, ozeanographischen Forschungsresultate.

1. Wassertiefe und Lotung.

A. Apparate.

Für die Planktonforschung ist es unumgänglich notwendig, sich zunächst über die Tiefenverhältnisse des zu untersuchenden Gebietes zu orientieren. Namentlich im Meere sind, wenn es sich um größere Tiefen handelt, Seekarten nicht immer ganz verläßlich, und die durch Nichtloten ersparte Zeit hat man oft mit Beschädigungen oder gar Verlust der feinen Planktonnetze teuer zu bezahlen.

Die Tiefe eines Gewässers festzustellen, scheint dem Laien keine schwierige Aufgabe zu sein; dies gilt aber nur in seichteren Seen, wo wir mit einer einfachen, in Abständen von je einem Meter abgeteilten, mit irgendeinem Eisenstück beschwerten Leine auskommen.

Bei Seen, die im Winter zufrieren, ist es nicht unvorteilhaft, die Lotungen im Winter vorzunehmen, da man dann auf festem Boden steht und Ungenauigkeiten in der Vermessung, wie sie durch Seegang und Abtreiben des Bootes durch Wind und Strömungen verursacht werden, in Wegfall kommen.

Denkt man sich vom Ufer bzw. von der Küste gegen das freie Wasser die Punkte gleicher Tiefen durch Linien miteinander verbunden, so erhält man Isobathen, die, in eine Karte eingezeichnet, ein um so genaueres Bild des Bodenreliefs geben werden, je zahlreichere Lotungen gemacht wurden.

Nach einer von Lorenz gegebenen Zusammenstellung kommt z. B. nach den Arbeiten verschiedener Autoren gegenwärtig eine Lotung im

Starnbergersee	auf	300000	qm
Walchensee	„	90000	„
Genfersee	„	80000	„
Bodensee	„	49000	„
Hallstättersee	„	48000	„
Kleinen Koppenteich (im Riesengebirge)		97	„

Wenn es sich um größere Tiefen handelt, also namentlich im Meere, genügt die einfache Lotleine nicht; an ihre Stelle treten komplizierte Lotmaschinen, so die von Lucas, Leblanc und Sigsbee. Ein Zählwerk registriert hier die Umdrehungen des Meßrades, auf welchem der

Digitized by Google

Lotdraht läuft. Statt der Lotleine wird nämlich gegenwärtig ausschließlich Klaviersaitendraht benützt.[1]) An seinem Ende ist das eigentliche Tiefenlot befestigt. Dieses besteht im wesentlichen aus einem schweren Metallstab oder einer Eisenröhre, die von einem oder

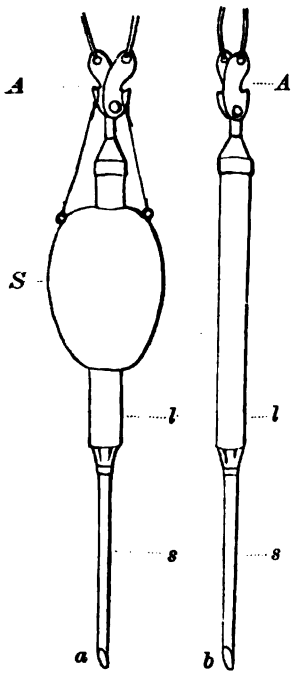


Fig. 1. Brookesches Tiefseelot, *a* beim Hinablassen, *b* beim Aufkommen. (Nach Chun.)

l Lotröhre, *S* Sinkgewicht, *s* Schlammröhre zur Gewinnung von Grundproben, *A* zwei um einen Bolzen bewegliche Arme; jeder seitlich mit einer Einkerbung zur Aufnahme der Drahtschlinge.

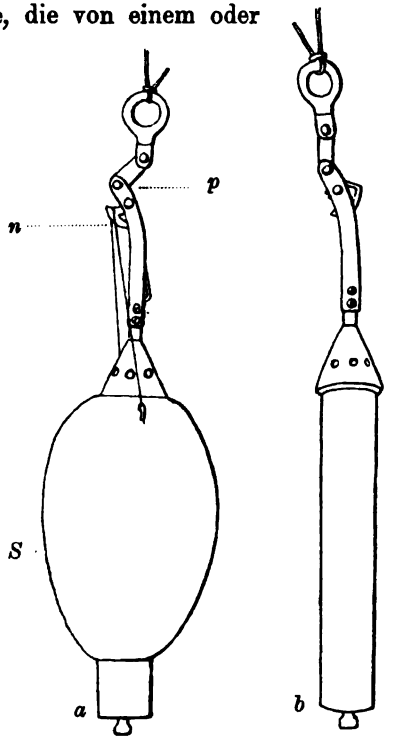


Fig. 2. Sigsbeesches Tiefseelot, *a* beim Hinablassen, *b* beim Aufkommen. (Nach Chun.)

n Nase des Schlippers, welcher durch einen Pallhebel *p* beim Hinablassen festgehalten wird. Bei der Grundberührung senkt sich der Pallhebel (*p*) und gibt den Schlipper frei, der durch eine Feder nach rückwärts gedrückt wird. Die das Sinkgewicht *S* tragende Drahtschlinge fällt dann ab.

mehreren Sinkgewichten umscheidet ist. Letztere haben die Bestimmung, den Lotdraht in die Tiefe hinabzuziehen, sodann am Grunde liegen zu bleiben, um die Drahtleitung für das Aufwinden zu entlasten.

Beim älteren Brookeschen Lot (Fig. 1) ist die Lotröhre (*l*) von

1) Je 1000 m Hanfleine (Gewicht 45 kg) kosten zirka 220—250 ℳ
Pianofortedraht von 0,9 mm Dicke (Gew. 20 kg) in Kränzen nur 20 „
„ auf Blechtrommeln fein aufgespult . . . . . 80 „
(Preise für 1902 nach Krümmel).

Digitized by Google

einem ovalen, in der Mitte durchbohrten Sinkgewicht (*S*) umgeben, welches mit Draht an einer selbständig wirkenden Auslösevorrichtung (*A*) aufgehängt ist. Sobald das Lot den Boden berührt, gehen die beiden beweglichen Arme (Fig. 1a) auseinander.

Die Drähte des Sinkgewichtes gleiten an den flachen Einkerbungen ab, das Sinkgewicht fällt zu Boden, und das Lot kann nun ohne dieses aufgezogen werden (Fig. 1b).

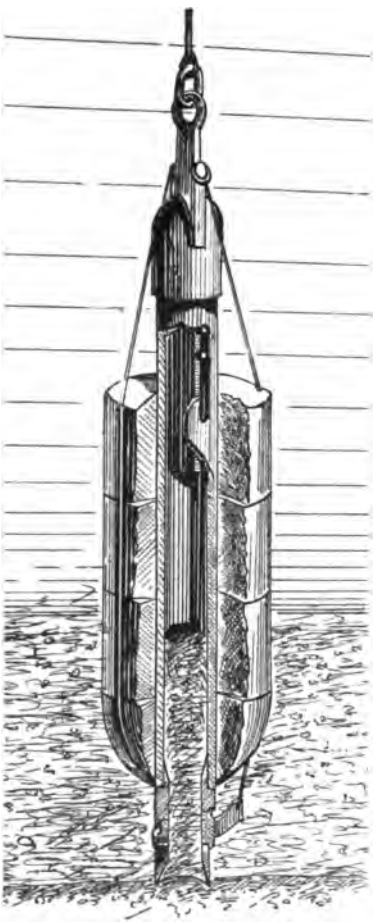


Fig. 3. Monacos Schlüssellot. (Nach A. v. Monaco.)

Das Sigsbeesche Tiefenlot (Fig. 2) hat den Vorzug, daß das Sinkgewicht nur einseitig mittels Draht an der Nase eines Schlippers (*n*) befestigt ist und daher mit größerer Sicherheit im entscheidenden Momente zu Boden fällt.

Am untern Ende des Lotes findet sich meist eine mit Talg ausgeschmierte Höhlung, in der noch eine Probe des Grundschlammes mit heraufgebracht wird (*s* bei Fig. 1).

Außerdem kann noch am Lotdrahte ein Tiefseewasserschöpfer oder ein Tiefseethermometer befestigt werden, um gleichzeitig mit dem Loten auch die Tiefentemperatur bestimmen bzw. Wasser aus der Tiefe zu chemischen, bakteriologischen etc. Untersuchungen erlangen zu können.

Die Schwere des Sinkgewichtes richtet sich nach der erwarteten Tiefe; bei Tiefen unter 1000 m genügen 15 kg.

Etwas komplizierter ist das vom Fürsten A. v. Monaco erfundene Schlüssellot (Fig. 3). Es besteht aus einem hohlen, eisernen Zylinder, in welchem eine am oberen Ende mit dem Lotdraht befestigte Platte so weit hin- und hergleiten kann, als zwei Zapfen gestatten, die einen spaltförmigen Einschnitt des Rohres als Führung benützen. Die Haltedrähte der Sinkgewichte werden wieder an zwei seichten Kerben der Platte aufgehängt. Am unteren Ende der Röhre befindet sich ein eigenartiger Verschlußapparat, mit dem ein flacher

Digitized by Google

Schlüssel zum Öffnen und Schließen der Röhre in Verbindung steht. Dieser Schlüssel, der, niedergelegt (bei verschlossenem Rohr), in eine Nische paßt, ist beim Versenken des Apparates mittels eines leicht zerreißbaren Fadens horizontal gestellt und damit die Röhre geöffnet. Sobald nun der Apparat auf Grund kommt, sinkt der Stab so weit nach abwärts, als es die Zapfen im Spalt des Rohres gestatten, die Haltedrähte fallen ab, die Sinkgewichte gleiten nach abwärts, zugleich hat sich das beschwerte Lotrohr in den Grund gebohrt und mit Schlamm angefüllt; durch die niedergleitenden Gewichte klappt der vorstehende Schlüssel ein, und damit schließt sich auch die Hahnbüchse, so daß der aufgenommene Schlamm nicht mehr entweichen kann; der Zwirnfaden zerreißt, und während nun der Apparat eingeholt wird, bleiben die abgeglittenen Sinkgewichte am Boden liegen.

In den letzten Jahren wurde bei den Fahrten des Fürsten das Légersche Dredge-Lot benützt; dasselbe besteht im wesentlichen aus zwei tiefen Löffeln, die, am Boden angelangt, Grundprobe fassen und beim Aufziehen zusammenklappen. Ähnliche, einfachere Lote sind schon seit langem als Löffellote oder Schnapplote bekannt.

Das feine Loten in großen Tiefen ist, wie Chun sagt, eine Kunst, die durch Erfahrung gelernt sein will.

B. Ergebnisse.

Die Mächtigkeit der Wasserschicht ist nicht ohne Einfluß auf das sie beherbergende Plankton: je geringer sie ist, desto größer wird die Wahrscheinlichkeit, daß das Plankton mit Grundformen untermischt ist.

Einige Planktonten (z. B. manche Diaptomiden) sind in ihrem Vorkommen wesentlich von der Tiefe der Seen abhängig. Das gilt namentlich in Seen der südlicheren Breiten, während dieselben Formen in kälteren Zonen auch seichtere Becken bewohnen (Ekman u. a.).

Eine mitten in einem See oder Meeresabschnitt bis gegen den Wasserspiegel reichende Bodenerhebung kann eine qualitative oder quantitative Ungleichmäßigkeit in der Planktonverteilung bedingen, die uns so lange unverständlich bleiben muß, als wir nicht durch vorgenommene Lotungen über das Bodenrelief orientiert sind.

Wir werden weiters später wiederholt von den vielfachen Wechselbeziehungen zwischen Plankton und Benthos zu sprechen haben; es sendet einerseits das Benthos immerzu ein Heer von jugendlichen Emigranten ins freie Wasser, andererseits ist das sessile Benthos bezüglich seiner Ernährung größtenteils auf das Plankton angewiesen, das ihm der blinde Zufall zuführt. Es wird sich daher dort am üppigsten

Digitized by Google

entfalten, wo ein dichter Regen von Planktonleichen zu Boden fällt, wie das namentlich dort der Fall ist, wo Ströme von sehr verschiedener Temperatur sich berühren und „stenotherme", d. h. auf eine bestimmte Temperatur abgestimmte Planktonten in großen Massen zugrunde gehen. Doflein vermutet, daß manche der faunenreichen Bänke, welche an der japanischen Küste und in anderen Gegenden sich gerade an Stellen erheben, wo Strömungen von verschiedener Temperatur zusammenstoßen, diesem seit Jahrtausenden anhaltenden organischen Regen ihre Entstehung verdanken.

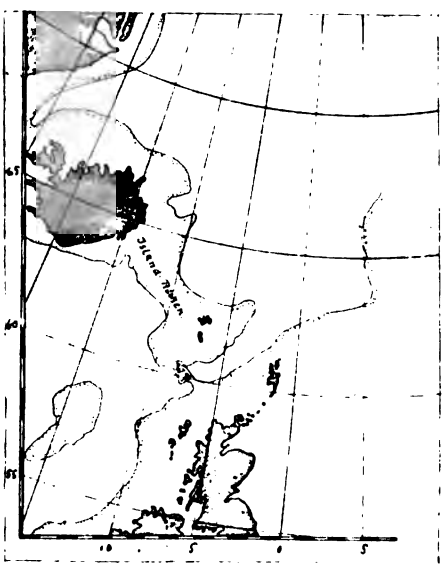


Fig. 4. Bodenrelief zwischen Schottland und Island in 400 Faden (730 m) Tiefe. (Nach Chun.)
WT Wyville-Thomson-Rücken; in nordöstlicher Richtung die Faröer-Shetland-Rinne.

Weiter berichtet Monaco über einen auffallenden Bakterienreichtum des Meeres ungefähr zwischen den Azoren und Portugal: die Ursache ist auch hier eine submarine Erhebung (le banc Gorringe), die von einer

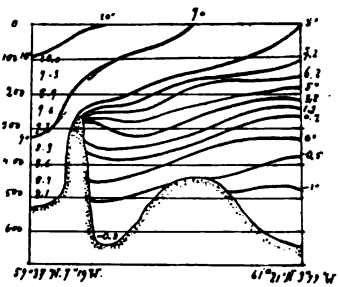


Fig. 5. Profil des Wyville-Thomson-Rückens mit Angabe der vertikalen Temperaturschichtung. (Nach Chun.)
100—600 Tiefen in Faden. Die übrigen Ziffern geben die Temperatur in Celsiusgraden an.

reichen Fauna bewohnt wird, und dadurch ist die quantitative Steigerung des Keimgehaltes an dieser Stelle erklärt. In einiger Entfernung von diesem Plateau erwiesen sich die Meerwasserproben aus der gleichen Tiefe als fast keimfrei.

Wie sehr durch solche Bänke und Rücken die physikalischen und damit auch die biologischen Verhältnisse im Wasser beeinflußt werden, zeigt am besten der sog. Wyville-Thomson-Rücken, ein in ozeanographischer Beziehung klassisches Gebiet, in dem W. Thomson, der spätere Mitführer der Challenger-Expedition, seine ersten Tiefseeuntersuchungen vorgenommen hatte (Fig. 4 und 5).

Digitized by Google

Dieser Wyville-Thomson-Rücken erhebt sich bis zu 300 Faden (= 580 m) und stellt eine Einschnürung zwischen dem breiten Island-Rücken und dem Flachgebiete der Nordsee dar.

Gegen den Thomson-Rücken verstreicht in NO-Richtung die tiefe, mit eiskaltem Polarwasser erfüllte Faröer-Shetland-Rinne, von Süden aber dringt das warme Golfstromwasser vor, das über den Rücken hinwegflutet. Wenn nun auch nach den neueren Untersuchungen Dicksons die hydrographischen Verhältnisse in den einzelnen Jahren nicht unbedeutenden Schwankungen unterliegen, so viel scheint schon jetzt aus den Untersuchungen Wolfendens, der dort seit einigen Jahren mit seiner Yacht „Walwin" fischt, hervorzugehen, daß die Faröer-Shetland-Rinne ihre besondere Planktonfauna beherbergt, die sich nur gelegentlich mit norwegischen Gästen oder über den Thomson-Rücken hinweg aus dem südlicheren Atlantik vorgedrungenen Fremdlingen mischt. Ein ähnlicher Rücken, der Walfischrücken, scheint im südlichen Atlantik dem Vordringen des kalten antarktischen Tiefseewassers einen Riegel vorzuschieben. Wie wir später ausführlicher berichten werden, veranlaßt in der Meerenge von Messina eine aufsteigende Barre in erster Linie das Vordringen typischer Tiefseeplanktonten in den nur 50 m tiefen Hafen von Messina (s. Abschnitt 8c: Gezeiten).

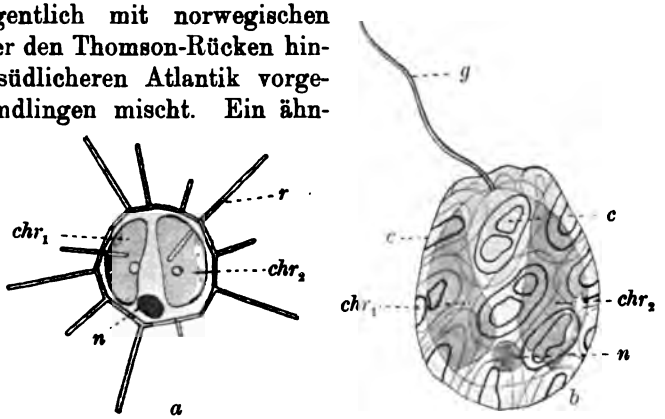


Fig. 6. Coccolithophoriden. *a Rhabdosphaera stylifer Lohmann*, *b Coccolithophora wallichi Lohmann.* (Nach Lohmann.)
n Kern, *chr*$_1$ *chr*$_2$ die beiden Chromatophoren, *r* Rhabdolithenstiel, *c* Coccolithen, *g* Geißel.

Von nicht zu unterschätzendem Vorteil ist weiters für den Haliplanktonforscher die Untersuchung der mit dem Lot aufgebrachten Bodenproben, in denen vielfach Reste abgestorbener Planktonten zu finden sind. Der Ozeanograph unterscheidet, wie später noch ausführlicher mitgeteilt werden soll, unter den ozeanischen Bodenablagerungen einen Globigerinen-, Pteropoden-, Diatomeen- und Radiolarienschlamm. Viele der planktonischen Protisten kannte man zuerst aus den marinen Sedimenten oder gar als Fossilien, und erst später

Digitized by Google

entdeckte man sie als heute noch lebende Organismen im Plankton. Sehr bezeichnend ist diesbezüglich die Entdeckungsgeschichte der Coccolithophoriden (Fig. 6a, b). Die Coccolithen wurden 1836 von Ehrenberg in der Kreide entdeckt und für unorganische Elemente gehalten. Erst 20 Jahre später zeigten Huxley und Wallich, daß Coccolithen auch in den heutigen Meeren vorkommen, und Wallich führte auch (1865) den Nachweis, daß sie Skeletteile kleiner, an der Meeresoberfläche lebender, also planktonischer Organismen sind.

Eine genaue biologische Kenntnis der Planktonten ist auch der Geologie förderlich und führte vor allem zu einem etwas vorsichtigeren Gebrauch des Wortes „Tiefseeablagerung".

Der Vergleich rezenter und fossiler Formen dürfte endlich auch einer „Paläobiologie" vielfach wertvolle, neue Gesichtspunkte schaffen.

Während die kalkhaltigen Meeresablagerungen zum großen Teile von Planktonten herrühren, ist bisher ein ähnlicher Zusammenhang zwischen Limnoplankton und Bodensedimenten nicht beobachtet worden. Tatsächlich enthalten ja die Limnoplanktonten fast nie Kalk, sondern nur Kieselsäure, Chitin und Zellulose. Dementsprechend stammen auch die Kalkablagerungen in unseren Seen nie vom Plankton, sondern von Bodentieren oder Bodenpflanzen, Mollusken und Algen (Kalkmergel).

Immerhin ist auch für die Limnoplanktologie die gelegentliche Untersuchung von Bodenproben nicht wertlos. Bolochontzew macht z. B. auf Grund seiner Untersuchungen russischer Seen darauf aufmerksam, daß im Phytoplankton der Seen mit sandigem, schlammigem oder lehmigem Boden Schizophyceen und Diatomeen vorherrschen, während in Sphagnumseen, die sich zwischen Sphagnummooren befinden, Desmidiaceen und Chlorophyceen dominieren. Nach Bachmann ist neben dem Rotsee der Schönenbodensee (ein Flachmoorsee, in 1204 m Höhe gelegen, der einzige Schweizer See mit üppiger Desmidiaceenflora) durch das Fehlen typischer Planktondiatomeen ausgezeichnet.[1])

Schließlich müssen wir noch auf die Wichtigkeit regelmäßiger Pegelbeobachtungen namentlich an Flüssen, periodischen und tropischen Seen aufmerksam machen, da erhebliche, jährliche Niveauschwankungen das Plankton ebenfalls zu beeinflussen vermögen. Die Bedeutung einer zeitweiligen Trockenlegung für das Gedeihen der gesamten Kleintierwelt haben die praktischen Teichwirte längst erkannt; in Verbindung mit entsprechender Düngung des Teichbodens vermag man auf diese Weise die Produktion der „Urnahrung" und damit den Gesamtertrag der Fischteiche bedeutend zu steigern.

1) Siehe auch Kap. IX (Gytje).

Digitized by Google

Literatur.

1. Attlmayr, F. Handbuch der Ozeanographie. Wien, Hof- und Staatsdruckerei, 1883.
2. Bachmann, H. Vgl. Studien ü. d. Phytoplankton der Seen Schottlands u. d. Schweiz. Arch. f. Hydrobiol. Bd. 3. 1907.
3. Bolochontz'ew. Das Phytoplankton d. Seen im Kreise Rostow. 1904. Ref. Bot. Cbl. 98 (Jahrg. 26).
4. Chun, C. Aus den Tiefen des Weltmeeres. Jena, G. Fischer, 2. Aufl., 1903.
5. Dickson, H. N. Hydrography of the Faroe-Shetland Channel. Geographical Journal, April 1903.
6. Doflein, F. Fauna u. Ozeanographie d. japan. Küste. Verh. d. deutsch. zool. Ges. Leipzig, W. Engelmann, 1906.
7. Ekman, Sven. Die Phyllopoden, Cladoceren u. freileb. Copepoden der nordschwed. Hochgebirge. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 21. 1904.
8. Heidler, J. Die Tiefenverhältnisse d. Hallstätter Sees, nach den vom k. k. Forstverw. J. H. im Januar u. Februar 1880 auf festgefrorenem Seespiegel gemachten Lotungen.
9. Huxley, Th. H. Appendix A. in Capt. Daymans Report „Deap Sea Soundings in the North Atlantic Ocean." 1858.
10. Krümmel, O. Handbuch der Ozeanographie. Stuttgart, J. Engelhorn, 1907.
11. Léger, M. Sondeur à drague. Bull. Mus. Océanogr. Monaco. Nr. 8. 1904.
12. Lohmann, H. Die Coccolithophoridae. Arch. f. Protistenkunde. Bd. 1. 1902.
13. Lorenz, J. v. Liburnau. Der Hallstätter See. Mitt. geogr. Ges. Wien. Bd. 41. 1898.
14. Monaco, A. v. (Marenzeller, E. v.). Zur Erforschung der Meere und ihrer Bewohner. Wien, A. Hölder, 1891.
15. Monaco, A. v. Considération sur la Biologie marine. Bull. Mus. Océanogr. Monaco. Nr. 56. 1905.
16. Penck, A. Morphologie der Erdoberfläche. Bibl. geogr. Handbücher von Ratzel. Stuttgart, J. Engelhorn, 1894.
17. Seligo, A. Die Abhängigkeit der Produktivität nordostdeutscher Seen von ihrer Sohlenform. Hydrobiol. Untersuchg. II. Danzig 1907.
18. Thoulet, M. J. Océanographie (Statique). Paris, Baudoin et Co. 1890.
19. Wesenberg-Lund, C. Studier over de danske Søers Plankton. Dansk ferskvands-Biologisk Laboratorium. Kjobenhavn, Nordisk Forlag (2 Vol.), 1904 und 1908.
20. Wolfenden, R. N. The Plankton of the Faroe Channel and Shetland. Journ. Mar. Biol. Assoc. 1902.
21. Wolfenden, R. N. Notes on the Copepoda of the North Atlant. Sea and the Faroe Channel. Ebenda 1904.

2. Die chemische Zusammensetzung des Wassers.

Wenn wir mit Hensen das freie Flottieren in einem von allen Seiten gleichartig einwirkenden Medium für die charakteristischeste Eigenschaft des Planktons ansehen, dann wäre eine gleichmäßige und auch gleichartige Verteilung des Planktons in den Meeren wie im Süßwasser und zwar in horizontaler wie in vertikaler Richtung nicht

Digitized by Google

undenkbar. Da dem nicht so ist, werden wir an nicht vollkomm gleichartig wirkende äußere Faktoren zu denken haben; und diese sin wie wir im folgenden sehen werden, recht mannigfacher Art. A der Summe all dieser äußeren Einflüsse die im speziellen Falle wir samen herauszufinden, ist eine der lohnendsten, aber auch schwierigst Aufgaben der Planktologie. Das Problem wäre als gelöst zu betrac ten, sobald wir an einer beliebigen Stelle des Meeres oder eines Se allein aus dem Studium aller „äußeren Faktoren" mit mathematisch Sicherheit die am bezeichneten Orte existierenden Erscheinungsform des Planktonlebens als einer Resultierenden aus den vielen Kom nenten rekonstruieren könnten. Zu diesem idealen Ziele führt indes ein langer Weg, und wir werden uns in den meisten Fällen bei pla tologischen Untersuchungen vorläufig darauf beschränken müssen, einzelnen äußeren Faktoren namhaft zu machen und nur selten in glücklichen Lage sein, einen planktonischen Lebensvorgang mit eini Sicherheit als Funktion dieser oder jener äußeren, chemisch-ph kalischen Vorgänge bezeichnen zu können.

Wir beginnen mit dem Studium der chemischen Zusammensetzu des Wassers.

A. Apparate.

Im einfachsten Falle werden wir möglichst weit vom Ufer o von der Küste sorgfältig Wasser schöpfen und dieses in größerer, die chemische Untersuchung hinreichender Menge (e 20 l), in Glasballons gut verschlossen, der chemisc Untersuchung überweisen.

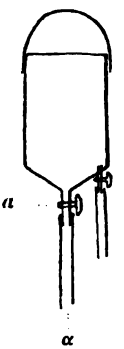


Fig. 7. Einfacher Wasserschöpfer. (Nach Seligo.)

Um die Verunreinigungen des Oberflächenwas zu vermeiden, benützte Seligo einen Apparat, de erlaubte, das Wasser ohne starke, eventuell den gehalt desselben beeinflussende Bewegungen in Sammelzylinder zu befördern (Fig. 7).

Der Schöpfapparat ist ein zylindrischer Ei aus Zinkblech (20 cm hoch, 14 cm Durchmesser), 2 l Wasser aufnimmt. Am trichterförmigen Boden findet sich eine Schraubtülle mit luft- und wasserd aufschraubbarem Hahn (a); an diesen läßt sich ein sta Gummischlauch mittels Schraubtülle befestigen. Sei trägt das Gefäß einen zweiten, kleineren Hahn welcher ebenfalls mit einem (aber kürzeren und engeren) Schl verbunden ist. Man benutzt das Gefäß mit dem Schlauch als S heber, indem man die freie Öffnung des Schlauches (α), nachdem beide Hähne geschlossen hat, in diejenige Wassertiefe bringt, w

Digitized by Google

man untersuchen will. Nach Öffnen des Hahnes *a* füllt sich das Gefäß mit Wasser, und sodann wird der Hahn *a* unter Wasser geschlossen. Hierauf wird das Gefäß so weit aus dem Wasser genommen, daß man den Schlauch des Hahnes *b* in die Transportflasche bringen kann, und nach Öffnen des Hahnes *b* strömt das Wasser ruhig und langsam in die Sammelflasche.

Aus geringeren Tiefen kann man Wasserproben auch mit Hilfe der Meyerschen Stöpselflasche (Fig. 8) erlangen. Es ist dies eine starke, ca. 1 l fassende Flasche, welche dicht oberhalb des Senkbleies an die Lotleine festgebunden ist. Ein guter Korkstöpsel wird mit einem dünnen, ca. 30 cm langen Faden ungefähr 1 m höher als die Flasche an der Lotleine befestigt. Ist die Flasche geschlossen, so hängt der Teil der Lotleine zwischen der Befestigungsstelle des Korkfadens und dem Halse der Flasche lose daneben. Die Flasche mit dem Senkblei wird dann durch die Korkschnur getragen. Hat die Flasche die gewünschte Tiefe erreicht, so entfernt man durch einen kräftigen Zug an der Lotleine den Kork aus der Öffnung des Flaschenhalses; alsbald sieht man die entweichenden Luftblasen aufsteigen. Erscheinen keine mehr, so kann man mit Sicherheit die Flasche als gefüllt annehmen und die Leine aufziehen. Eine Modifikation der Meyerschen Flasche ist der von F. C. G. Müller konstruierte Apparat (s. d. Literaturverz.).

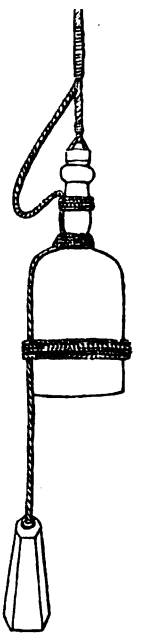


Fig. 8. Meyers Stöpselflasche. (Nach Meyer.)

Schwieriger ist die Erlangung des Wassers aus größeren Tiefen und speziell von Grundwasserproben. Zur Erlangung dieser dient der Sigsbeesche Tiefseewasserschöpfer. Dieses handliche Instrument von $^1/_2$ l Fassungsvermögen kann ohne Bedenken dem Lotdraht anvertraut werden und besteht der Hauptsache nach aus einem Messingzylinder, der durch ein oberes und ein unteres Ventil verschließbar ist. In etwas modifizierter Form werden wir diesen Apparat später als Wasserschöpfer für bakteriologische Untersuchungen kennen lernen (Fig. 72).

Für Gasbestimmungen eignet sich besonders der kompliziertere Petterssonsche isolierende Wasserschöpfer.

Der Vorteil, den dieser Apparat bietet, besteht im wesentlichen darin, daß der zur Aufnahme der Wasserprobe bestimmte Zylinder in eine Anzahl ineinandergefügter, konzentrischer Messingzylinder eingeschachtelt ist, deren Wasser beim Emporziehen des Apparates in-

Digitized by Google

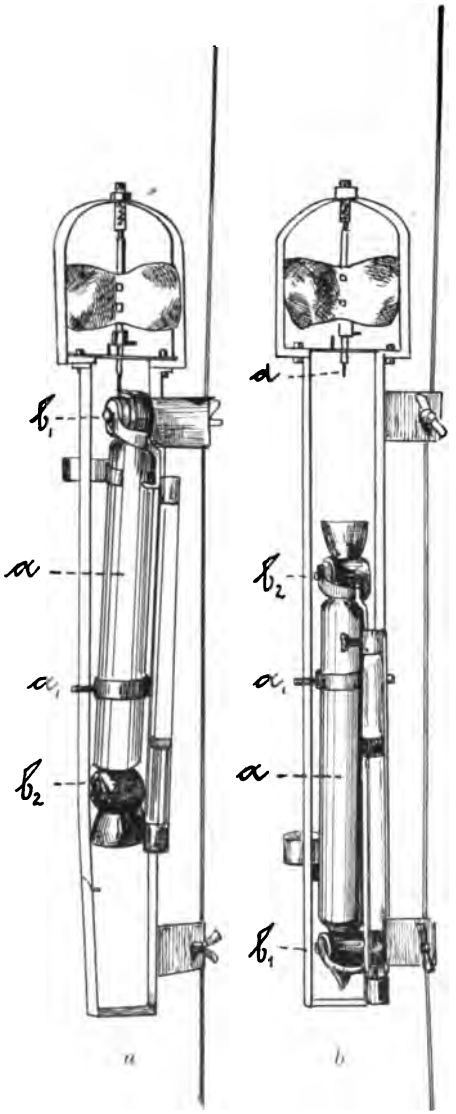


Fig. 9. Richards Wasserschöpfer. (Nach Richard.)
a geöffnet beim Hinablassen, *b* geschlossen beim Aufholen.

folge der großen spezifischen Wä
des Wassers resp. der großen Tr
heit gegen Temperaturänderun
das Wasser im innersten Zylin
das eben für die chemische Un
suchung bestimmt ist, gegen
wärmung schützen soll.

Einen Pettersson-Nans
schen Schöpfer verwendet geg
wärtig Prof. Krümmel bei
Terminfahrten der „Internationa
Meeresforschung".

Einen von Buchanan erf
denen Schöpfapparat benützten
Teilnehmer der Challenger-Exp
tion und in letzter Zeit auch
Fürst von Monaco auf sei
wissenschaftlichen Reisen.

In seiner neuesten, von
Richard wesentlich verbesse
Form (Fig. 9) wiegt dieser App
nur 2 kg und ist bedeutend billi
Der Zylinder (*a*) faßt 315 ccm
ist zwecks Umkehr um seine A
in seinem unteren Teile (a_1)
einen Rahmen eingespannt und
den oberen (b^1) und unteren
Hähnen, die sich bei der Uml
des Zylinders automatisch schlie
ist außerdem ein Umkehrther
meter (s. darüber später Abschni
Temp. d. W.) befestigt, das
seinem Gewicht noch zur Siche
des Verschlusses beiträgt. In
licher Weise wie beim Petters
schen Apparate funktioniert
hier als Auslösevorrichtung
Propeller, der beim Aufholen
Apparates durch seine Drehung einen Stift hebt (*d*), durch wel
bis zum gewünschten Moment der Zylinder am Umkippen verhir
war. Der ganze Apparat kann durch zwei seitliche Klammern an j

Digitized by Google

Tau befestigt werden, und der billige Preis ermöglicht die Anschaffung einer größeren Anzahl von Apparaten, die hintereinander in bestimmten Abständen voneinander befestigt, gleichzeitig und unabhängig voneinander funktionieren.

Das spezifische Gewicht des Wassers wird mit dem Stegerschen Glasaräometer bestimmt. Aus gutem, volumbeständigem Glase angefertigte Aräometer mit Teilung von 0,9990—1,0310 Lin. sind in Sätzen von 5 oder 10 Instrumenten im Handel; für eigentlich ozeanisches Wasser ist das sog. Helgoländer Modell (Teilung 1,020—1,029) zu empfehlen. Besonders unempfindlich gegen Schiffsschwankungen und außerdem vor Störungen der Kapillarität ganz gesichert sind die von Fr. Nansen angegebenen Sinkaräometer mit voller Eintauchung ohne Skalenstengel. Nächst der aräometrischen Methode ist das chemische Verfahren, den Chlorgehalt durch Titeranalyse zu bestimmen, am meisten zu empfehlen.

B. Ergebnisse.

Das Wasser in der uns geläufigen Form als Verbindung von Sauerstoff und Wasserstoff nach der Formel H_2O ist ein theoretischer Begriff und findet sich so nirgends vor. Jedes natürliche Wasser ist vielmehr ein Mineralwasser, wie solches in seinen Extremen als Bitterwasser, Schwefelwasser, Säuerling, Stahlwasser und Soolwasser bekannt ist; unter die Soolwässer müssen wir auch das Meerwasser rechnen.

Nach Forel können wir das Medium des Hydrobios, das Wasser, mit der Lymphe im Blute des Tierkörpers vergleichen. So wie hier die verschiedenen Gewebe der einzelnen Organe aus der Lymphe die zu ihrer Ernährung notwendigen Stoffe ziehen und der Lymphe die Produkte ihrer Dissimilation geben, so ist in unserem Falle das Wasser das Medium, in welchem alle diese Reaktionen des Ernährungsprozesses für die darin wohnenden Organismen vor sich gehen. Es wird ein gewisser Zusammenhang bestehen zwischen der Menge des im Wasser vorhandenen „Rohmateriales“ und der organisierten, lebenden Substanz, die sich aus ihm aufbaut; wir müssen annehmen, daß Verschiedenheiten in der chemischen Zusammensetzung des Wassers auch gewisse Verschiedenheiten in der Zusammensetzung seiner Organismenwelt bedingen, daß schließlich in jeder geschlossenen, hydrobiotischen Gemeinde, etwa in einem See, Teich oder Meeresabschnitt, die im Wasser enthaltenen Baumaterialien zwar in ihrer Menge bestimmten, gesetzmäßigen, periodischen Schwankungen unterliegen, der Hauptsache nach aber sich jahrein, jahraus gewöhnlich qualitativ und auch quantitativ nahezu gleich bleiben. Veränderungen in dem Verhältnis

Digitized by Google

von Zufuhr und Abfuhr, Aufbau und Abbau der Baumaterialien werden auch in Veränderungen, in Art und Menge des Hydrobios zum Ausdruck kommen.

Von diesen und ähnlichen Gesichtspunkten aus muß die genaue Kenntnis der chemischen Zusammensetzung des Wassers dem Planktologen von größter Wichtigkeit sein. Allerdings ist es uns dermalen noch selten möglich, in speziellen Fällen den innigen Zusammenhang aufzudecken, der zwischen den Lebensprozessen des Planktons und dem Chemismus des Wassers unzweifelhaft besteht.

Wir beginnen mit der Untersuchung der chemischen Zusammensetzung des **süßen Wassers.**

Nach Forel enthält z. B. ein Liter Wasser des Genfersees in aufgelöstem Zustande:

In Gasform:

Sauerstoff	6,65 ccm
Stickstoff	14,69 „
Kohlensäure	2,85 „

An festen Substanzen:

Natrium- und Kaliumchlorid	1,8 mg
Schwefelsaures Natrium	15,0 „
„ Ammoniak	Spuren
„ Calcium	47,9 „
Salpetersaures Calcium	1,0 „
Kohlensaures Calcium	73,9 „
Kohlensaures Magnesium	17,0 „
Kieselsäure	3,7 „
Tonerde und Eisenoxyd	1,9 „
Organische Materie, Verluste	11,9 „
total	174,1 mg

Dabei ist die chemische Zusammensetzung des Wassers in der Seentiefe dieselbe wie an der Oberfläche, nur die Gase sind im Tiefenwasser reichlicher, speziell Sauerstoff (7,08 ccm) und namentlich Kohlensäure (5,28 ccm pro Liter) — wohl eine Folge der niederen Temperatur des Tiefenwassers, bei der die Löslichkeit für Gase bekanntlich größer ist. Berechnet man nämlich nach der Bunsenschen Formel die Quantität des Gases, welches das Wasser vermöge seines einfachen Kontaktes mit der atmosphärischen Luft in gelöstem Zustande auf der Höhe des Wasserspiegels des Genfersees enthält, so kommt man nach Forel zu folgenden Ziffern pro Liter:

Digitized by Google

	Sauerstoff	Stickstoff	Kohlensäure
bei + 5° C . .	7,3 ccm	13,6 ccm	0,6 ccm
bei +20° C . .	5,7 „	10,7 „	0,3 „

Daraus ergibt sich also, daß sich das Wasser des Leman in einem Zustande der Sättigung an Sauerstoff und Stickstoff befindet und einen beträchtlichen Überschuß an Kohlensäure enthält.

Im übrigen schwankt der Gasgehalt des süßen Wassers erheblich. Er ist mit Rücksicht auf die früher erwähnten Temperatureinflüsse im Winter größer als im Sommer, in den Hochgebirgsseen größer als in warmen Tieflandseen. Allerdings wird der Gas- bzw. Luftgehalt der Hochalpenseen wieder beeinträchtigt durch den verminderten Luftdruck, bei dem die Sättigung des Wassers mit Sauerstoff nur unvollkommen vor sich gehen kann, ferner durch Pflanzenarmut und den langen Eisabschluß. Allein diesen ungünstigen Faktoren wirken wieder entgegen die reinen, schäumenden und stäubenden, zufließenden Bäche, durch die einerseits nachteilig wirkende Oxydationsprozesse vermieden werden, wie sie sonst durch zuströmende Abwässer aus Städten und Fabriken eingeleitet werden, andererseits auf rein mechanischem Wege eine reichliche Durchlüftung, eine gründliche Vermischung von Wasser und Luft erzielt wird.

Wie sehr der Gasgehalt an verschiedenen Lokalitäten wechseln kann, das mögen folgende Zahlen beleuchten: Im Katzensee in der Schweiz schwankt der Kohlensäuregehalt zwischen 8,976 mg (im Juni) und 12,320 mg (im November) und im Lützelsee im Kanton Zürich fand Waldvogel gar 57,1 mg freie und halbgebundene Kohlensäure.

Im Plönersee schwankt der Sauerstoffgehalt nach Voigt zwischen 2,3 und 12,35 ccm pro 1 l, in den Stuhmer Seen (Westpreußen) nach Seligo im Winter zwischen 0,428 und 12,6 ccm pro Liter; er nähert sich im Oberflächenwasser in der Regel der Sättigungsmenge, übersteigt dieselbe aber zuweilen nach dem Auftauen des Eises. Diese Übersättigung des Wassers mit Luft, der Umstand also, daß der Sauerstoffgehalt des Wassers bisweilen weit höher steigt, als nach dem theoretischen Sättigungskoeffizienten zu erwarten ist, lenkte die Aufmerksamkeit der Forscher auf die Sauerstoffproduktion der mikroskopischen Planktonalgen.

Man hatte früher geglaubt, daß der Wechselverkehr mit der Atmosphäre den wichtigsten Regulator des Gasgehaltes des Wassers darstelle und sich vorgestellt, daß die im Übermaß entstandene Kohlensäure in jene entweiche und dem Bedarf entsprechend Sauerstoff durch Absorption aus der Atmosphäre aufgenommen werde. Die Diffusion, welche sich als Funktion der Gasdichte und des Absorptionskoeffizienten

Digitized by Google

berechnen läßt, erfolgt indessen in größeren Tiefen viel zu langsam, als daß sie allein zur Deckung des Bedarfes der in diesen Tiefen lebenden Organismen ausreichen könnte; denn selbst die vertikalen, den Temperaturausgleich bewirkenden Strömungen, Wellenschlag und der Zufluß frischen Wassers aus Bächen und Flüssen, sind in vielen Fällen allein nicht imstande, den Gasverbrauch im Wasser zu decken. Und gerade in kleineren, reichbevölkerten Teichen ist nach den Untersuchungen Knauthes der Sauerstoffschwund ein außerordentlich lebhafter. In diesen Fällen haben wir die grünen Phytoplanktonten als die ausgiebigsten Sauerstofflieferanten anzusehen.

Die Beziehungen des Planktons zum Gasgehalt des Wassers wurden von M. Voigt am Plönersee genau studiert. Im Winter (Dezember bis April) ließ sich im Wasser gar kein Kohlendioxyd nachweisen. Die Quantität des Phytoplanktons steht im engsten Verhältnis zur Menge der Kohlensäure, die ja von den Pflanzen aufgenommen wird. Zur Zeit des Produktionsmaximums des Phytoplanktons fehlt die Kohlensäure, weil sie unmittelbar nach ihrem Auftreten von den Pflanzen verbraucht wird. Aber nicht nur die jährlichen, sondern auch die täglichen Oszillationen des Gasgehaltes sind mit der Planktonverteilung in ursächlichen Zusammenhang zu bringen.

So hängt die abendliche Abnahme des Sauerstoffs und Zunahme des Stickstoffs an der Oberfläche wohl mit dem Aufstieg des Zooplanktons um diese Zeit zusammen. Nur während starker Algenwucherung ist der Überschuß an Sauerstoff so groß, daß sich der Konsum dieses Gases durch das Zooplankton erst während der Nacht fühlbar macht.

Auch der Gehalt des Süßwassers an gelösten festen Substanzen ist nach Ort und Zeit ein recht verschiedener.

Betrachten wir zunächst die Gesamtrückstände in Milligramm aus 1 l Wasser von verschiedenen Süßwässern.

	Durchschnittliche Tiefe in m	Gesamtrückstand	Davon	
			anorg.	organ.
Genfer See	300	174	164	10
Hallstätter See	100	138,9	121,8	17,1
		176,4	153,4	23,0
Plöner See	60	208	190	18
Katzensee	8	223,0	103,8	119,2
		193,8	113,2	80,6
Lützelsee	6	215,2	158,8	56,4
Unterpočernitzer Teich	3	247	215	32
Donau bei Wien	3	172,1	166,5	5,6

Digitized by Google

Es zeigt sich, daß der Gesamtrückstand im großen und ganzen bezüglich seiner Quantität im verkehrten Verhältnis steht zur Tiefe des betreffenden Gewässers, und wir werden später sehen, daß normalerweise dasselbe Verhältnis auch bezüglich der Planktonproduktion statthat.

Nur die Flüsse machen eine Ausnahme: sie gleichen nicht nur bezüglich des geringen Rückstandes, sondern auch wegen ihrer meistens spärlichen Planktonproduktion den tiefen Seen.

Aus der Tabelle ist auch der nicht unerhebliche, jahreszeitliche Unterschied in den Mengenverhältnissen der gelösten festen Substanzen ersichtlich (Hallstätter- und Katzensee). Diese rühren teils her von dem durch die Zuflüsse zugeführten Detritus, teils von der abgestorbenen Uferflora und auch von den absterbenden Planktonten. Im allgemeinen wird sich der Sommer durch eine größere Lösungsfähigkeit für feste Substanzen, der Winter durch eine solche für Gase auszeichnen.

Unter den mineralischen Bestandteilen interessiert uns zunächst der Gehalt des Wassers an Kieselsäure. Er beträgt z. B. im Hallstättersee 1,4—2,2, im Genfersee 3,7, in der Donau 4,8, im Plönersee 5,2, in der Elbe 9,97 und im Unterpočernitzer Teich in Böhmen gar 12 mg.

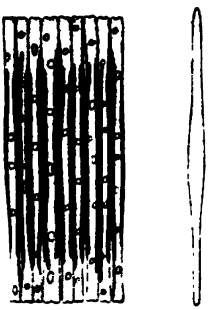


Fig. 10. *Fragilaria crotonensis Kitt.* (Nach Kirchner.)

Da die Kieselsäure bekanntlich zum Aufbau des Diatomeenpanzers dient, werden wir versucht sein, aus einem hohen Gehalt des Wassers an Kieselsäure auch auf eine zeitweilig große Menge von Diatomeen zu schließen.

a *b*

Fig. 11. *Tabellaria fenestrata Kg.* (Nach Kirchner.)
a Gürtelseite, *b* Schalenseite.

Das dänische Fureseeplankton bestand z. B. im September 1906 größtenteils aus *Fragilaria crotonensis* (Fig. 10) und *Tabellaria fenestrata* (Fig. 11). Anfang Oktober waren die Fragilarien von der Oberfläche verschwunden, aber als abgestorbene oder absterbende Zellen (wasserhell, ohne Öltröpfchen und Chromatophoren) in ca. 30 m Tiefe zu finden, während an der Oberfläche damals ein ausgesprochenes *Tabellaria*- und *Melosira*-Maximum vorhanden war. Die chemische Untersuchung des filtrierten Wassers ergab den nebenstehenden Kieselsäuregehalt in 700 g:

Tiefe	Temperatur	Kieselsäuregehalt
0 m	12,8°	0,0016 mg
13 m	12,8°	0,0011 mg
17 m	12,8°	0,0012 mg
20 m	12,8°	—
23 m	9,6° Sprungschicht	—
26 m	7,8°	—
30 m	7,4°	—
31 m	—	0,0030 mg

Digitized by Google

Es zeigte sich also, daß $2^1/_2$mal mehr Kieselsäure in der Wasserschicht mit den abgestorbenen Fragilarien vorhanden war als in den anderen Schichten. Weil die zahlreichen Bodenproben, die Wesenberg-Lund vom Furesee untersucht hat, nur ganz vereinzelte Schalen von *Fragilaria crotonensis*, dagegen große Mengen von *Melosira* usw. enthalten, glaubt er, daß die abgestorbenen Fragilarien in tieferen Wasserschichten in Auflösung sind und daß der größere Kieselsäuregehalt des Wassers hier jene Fragilarien als Hauptursache hatte (Karsten).

Die Diatomeen beeinflussen wieder, wenn sie in großen Massen auftreten, die Mengen der im Wasser enthaltenen stickstoffhaltigen Körper. Allerdings war es Kofoid nicht möglich, zwischen diesen Veränderungen in dem von ihm untersuchten Illinois River eine Gleichartigkeit oder Proportionalität aufzudecken; es zeigten vielmehr die temporalen Veränderungen der Planktonproduktion und der jahreszeitliche Wechsel in der chemischen Zusammensetzung des Illinoiswassers keine näheren Beziehungen. Leider ist es auch anderwärts nicht oft geglückt, sichere Beziehungen zwischen dem Chemismus des Wassers und dem Plankton aufzufinden oder aber — und das ist wohl der häufigere Fall — man hatte sich um diese interessanten Fragen noch zu wenig gekümmert. So viel ist gewiß, daß der Reichtum an gelösten organischen Substanzen (viel Humussäure) einen Reichtum an Phytoplankton des betreffenden Gewässers zur Folge hat, wofür die norddeutschen Seen geradezu Schulbeispiele abgeben.

Nach Brandt enthalten von den Seen in Holstein die planktonreichen viel, die planktonarmen wenig Salpetersäure und salpetrige Säure.

Im Züricbersee fällt der Maximalgehalt des unfiltrierten Wassers an organischen Substanzen auf die Monate Mai und September, und wir finden einen Maximalgehalt an freiem Ammoniak im Juni und August, an albuminoidem Ammoniak im April bis Mai und Oktober. Ohne freies Ammoniak finden wir das Wasser im Februar und April und Ende Oktober, mit einem Minimalgehalt von albuminoidem Ammoniak von Mitte November bis Ende Februar.

Amberg, dem wir diese Daten entnehmen, gibt folgende Tabelle:

	min.	max.
Gehalt an organ. Subst. (mg pro Liter) . .	18	23
Gehalt an freiem Ammoniak	0	0,034
Gehalt an albuminoidem Ammoniak	0,04	0,062

Nach Pfenniger ist der Gehalt an albuminoidem Ammoniak und an organischer Substanz eine Funktion der suspendierten Orga-

Digitized by Google

nismen, des Planktons. Nun zeichnet sich der Obersee vor dem unteren Zürichsee durch einen geringeren Gehalt an albuminoidem Ammoniak aus (0,02 gegen 0,052 im September 1906). Also sind im oberen Zürichsee geringere Planktonmengen zu erwarten als wie im unteren, eine Tatsache, die von Bally vollkommen bestätigt werden konnte.

Weiters konnte im Sommer 1898 im Zürichsee plötzlich eine bedeutende Steigerung des Gehaltes an albuminoidem Ammoniak beobachtet werden, und Schröter und Vogler glauben dieselbe auf das Wuchern eines Phytoplanktonten (*Oscillatoria*) zurückführen zu dürfen. Der gleichzeitige Rückgang der Kieselsäure auf die Hälfte des ursprünglichen Gehaltes wird von Pfenniger dem Rückgang der Diatomeen infolge ebendieses Überhandnehmens der *Oscillatoria* zugeschrieben.

Noch wenig geklärt ist die Frage über den Nutzen oder Schaden der einzelnen im Wasser gelösten Stoffe für den Bestand des Planktons. Knauthe weist im Anschluß an Susta auf den hohen Wert der Phosphorsäure für das Gedeihen verschiedener Planktonformen hin; auch der Magnesia dürfte eine ähnliche Bedeutung zukommen. Die moderne Teichwirtschaft verlangt u. a. zeitweilige Düngung, also Zuführung neuer, im Wasser nur spärlich vorhandener Stoffe, durch die die Anreicherung des Wassers mit „Urnahrung" gesteigert werden soll. In der Tat verdanken wir die besten Aufschlüsse über die Wechselbeziehung zwischen der chemischen Zusammensetzung des Wassers und der Produktion an lebender Substanz den im Interesse der praktischen Teichwirtschaft angestellten Versuchen. Darnach beseitigt man den Stickstoffmangel durch Zufuhr leicht löslicher bzw. gelöster, organischer Substanzen (Jauche, Fäzes aller Art, gutes Blut- oder Kadavermehl usw.). Von Mineralstoffen wird in kaliarmen Gegenden Chlorkalium empfohlen, und chinesische Fischzüchter halten auch Kochsalz für eine nützliche Zutat.

Einer der wichtigsten Bestandteile des Süßwassers ist jedenfalls der in ihm gelöste Kalk.

Schon quantitativ nimmt meist das Calcium, gebunden an Schwefel, Salpeter und Kohlensäure, unter den im Wasser gelösten, mineralischen Bestandteilen den ersten Rang ein. Im einzelnen schwankt der Kalkgehalt je nach der Lokalität recht erheblich. Das Wasser der Juraseen enthält im Liter bis 210 mg Kalkkarbonat, das des Genfersees dagegen nur 74 mg.

Bezüglich der Frage nach der Abhängigkeit gewisser Planktonten vom Kalkgehalt der Gewässer möchte ich auf die Verbreitung einer

Digitized by Google

Cladocere, *Holopedium gibberum* (Fig. 12) hinweisen, von dem Stingelin sagt: „Es hat den Anschein, als ob dieses Tier bloß in kalkarmen Gewässern sich wohlfühle, ist es doch bei uns (das ist in der Schweiz) wie auch anderwärts, zumeist nur in Seen der Urgebirge (Vogesen, Schwarzwald, Böhmerwald, Zentralalpen, Skandinavien, Rocky Mountains), noch nicht aber im Jura und in den Kalkalpen aufgefunden worden." Seligo fand diese Form in zwei kleinen westpreußischen Seen, deren Kalkarmut er ausdrücklich hervorhebt. Nach West soll die Abwesenheit von Kalk die Desmidiaceenvegetation begünstigen. Demgegenüber verweist allerdings Bachmann auf den schottischen Loch Balnagown (Insel Lishmore), der trotz seines hohen Kalkgehaltes reichlich Desmidiaceen beherbergt.

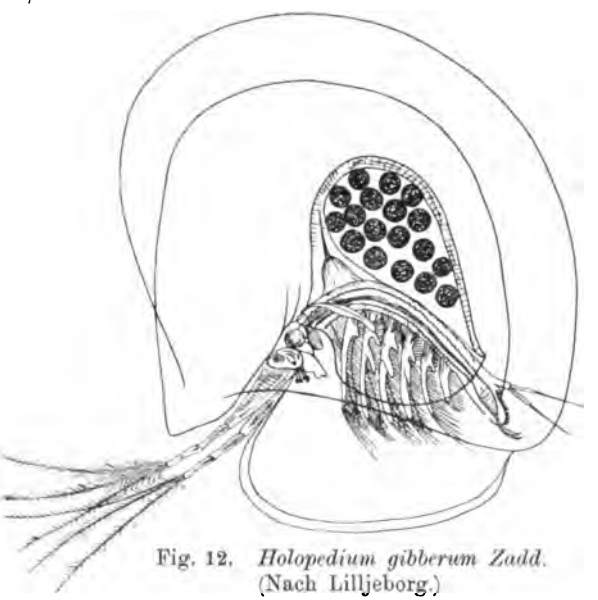


Fig. 12. *Holopedium gibberum Zadd.* (Nach Lilljeborg.)

Der Reichtum des Wassers an gelösten Mineralstoffen hängt von der Natur der Gesteine ab, über welche es strömt: in gipsreichen Gebieten steigt die Menge der gelösten Salze auf ein Maximum; sie sinkt im Kalkgebirge, um im Kieselgebirge das Minimum zu erreichen.

Wenn nun tatsächlich das Plankton qualitativ oder quantitativ von der chemischen Zusammensetzung des Wassers abhängig ist, dann wird es vielleicht möglich sein, das Plankton irgendeines Sees mit dem geologischen Charakter der Gegend, in der der See liegt, in nähere Beziehung zu bringen.

So schrieb mir vor Jahren der Berliner Entomostrakenforscher W. Hartwig, er gehe, von ähnlichen Gedanken geleitet, nur mehr mit der geologischen Karte in der Hand auf den Fang seiner Krebschen aus. Fordyce, der die Verbreitung der Cladoceren von Nebraska studierte, fand u. a. das Plankton (speziell das Phytoplankton) in der Region des Mergel arm, in den Gewässern der Lößregion reich. Nach Whipple gedeihen die Diatomeen vorzüglich in stick-

Digitized by Google

stoffreichem, hartem Wasser. Weith, Pavesi und Monti bringen geradezu den Tierreichtum mancher Seen in direkte Beziehung zu dem hohen Gehalt ihres Wassers an Kalkkarbonat. Allerdings stehen mit dieser Annahme einige faunistische Erfahrungen nicht im Einklang. So sehr auch die hier zitierten Angaben revisionsbedürftig sind, wird sich doch die Tatsache nicht von der Hand weisen lassen, daß ein mehr oder minder inniger Zusammenhang zwischen dem Chemismus des Wassers und der Zusammensetzung des Limnoplanktons besteht.

Es wäre eine lohnende Aufgabe, durch Zucht einzelner Planktonten in verschieden zusammengesetzten Nährlösungen ihren Bedarf an mineralischen Bestandteilen experimentell festzustellen.

* * *

Wir haben früher erwähnt, daß man das **Meerwasser** wegen seines Gehaltes an Kochsalz zu den Soolwässern zu zählen hat; doch gehört es zu den schwachen Soolen, denn es enthält im Mittel nicht über 3,5 % Salze und zwar sind das hauptsächlich: Chlornatrium, Chlormagnesium, schwefelsaures Magnesium.

Daß das Seewasser durch die darin gelösten Salze schwerer wird, ist im Mündungsgebiet der Flüsse sinnfällig, wo es die tiefen Lagen einnimmt.

Im Seewasser ließen sich bisher 32 Grundstoffe nachweisen.

Die vornehmlich gelösten und die Seesalze bildenden Elemente sind folgende sieben: Chlor, Brom, Schwefel, Kalium, Natrium, Calcium und Magnesium.

Nach den Ergebnissen der Challenger-Expedition finden wir ungefähr

	in 1000 g Wasser	in Prozent aller Salze
1. Kochsalz oder Chlornatrium NaCl . . .	27,213	77,758
2. Chlormagnesium $MgCl_2$	3,807	10,878
3. Magnesiumsulfat $MgSO_4$	1,658	4,737
4. Gips oder Calciumsulfat $CaSO_4$ . . .	1,260	3,600
5. Kaliumsulfat K_2SO_4	0,863	2,465
6. Calciumkarbonat $CaCO_3$	0,123	0,345
7. Magnesiumbromür $MgBr_2$	0,076	0,217
	35,000	100,000

Zum Vergleich möge hier noch die chemische Zusammensetzung des Wassers im Kaspisee nach den neuesten Analysen Lebedinzeffs Platz finden.

Digitized by Google

Hier finden sich in Prozenten des ganzen Salzgehaltes:

$NaCl$	62,15	$MgCl_2$	4,47
$MgSO_4$ . . .	23,58	$CaSO_4$	6,92

Die abflußlosen Seen der Kontinente, wahre Sammler des Abraums der Festlandsoberfläche, wie sie Krümmel nennt, haben eine ganz anders geartete und höchst wechselvolle Zusammensetzung gegenüber der so gleichmäßig gemengten des Meeres. Sein Salzgehalt ist nämlich in den offenen Ozeanen ein ziemlich gleichförmiger, indem im Pazifik und Atlantik, wie auch im Indik im Maximum 3,6 % gefunden wurden. Im speziellen variiert er allerdings in gewissen Grenzen, namentlich in den Küstenregionen, wo sich gewöhnlich wegen des

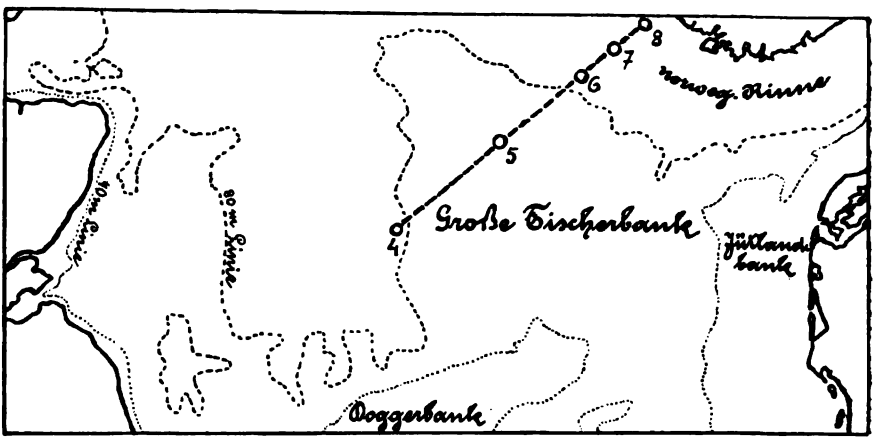


Fig. 13. Kartenskizze der großen Fischerbank und der norweg. Rinne in der Nordsee. (Nach Krümmel.)

(4—8: Stationen der deutschen Terminfahrten.)

zuströmenden Süßwassers geringere Werte ergeben als in der Hochsee. Das Süßwasser des Amazonas z. B. ist noch 60 Meilen von der Küste entfernt nachweisbar, und Brandt vermutet, daß die zwischen dem abfließenden Oberflächenstrom und dem entgegengesetzt verlaufenden Tiefenstrom sich befindliche ruhende Wasserschicht in Flußmündungen mit starker Gezeitenströmung das Bestehen einer planktonischen Brackwasserfauna ermöglicht.

Nach dem Salzgehalt lassen sich in den Weltmeeren zwei Regionen unterscheiden:

1. eine Region zwischen den Tropen mit überwiegender Verdunstung und schwererem, salzreicherem Wasser;

2. eine Region der Pole mit überwiegenden Niederschlägen und daher leichterem, salzärmerem Wasser.

Digitized by Google

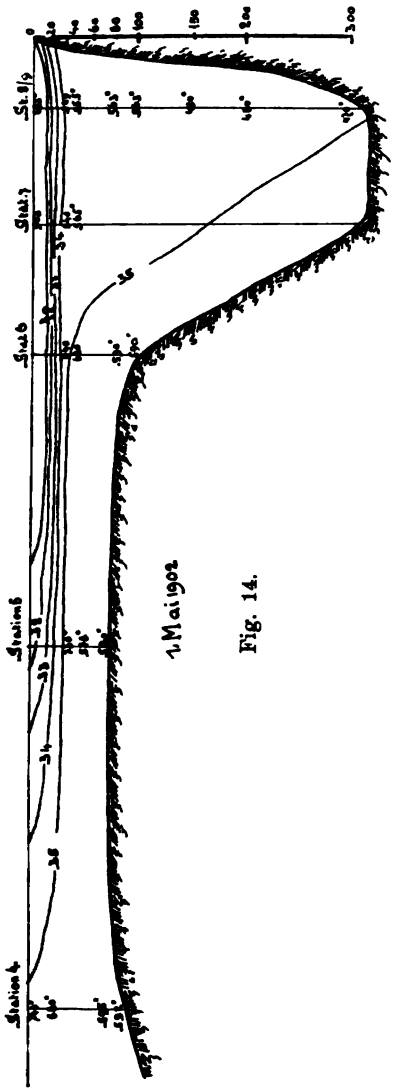


Fig. 14.

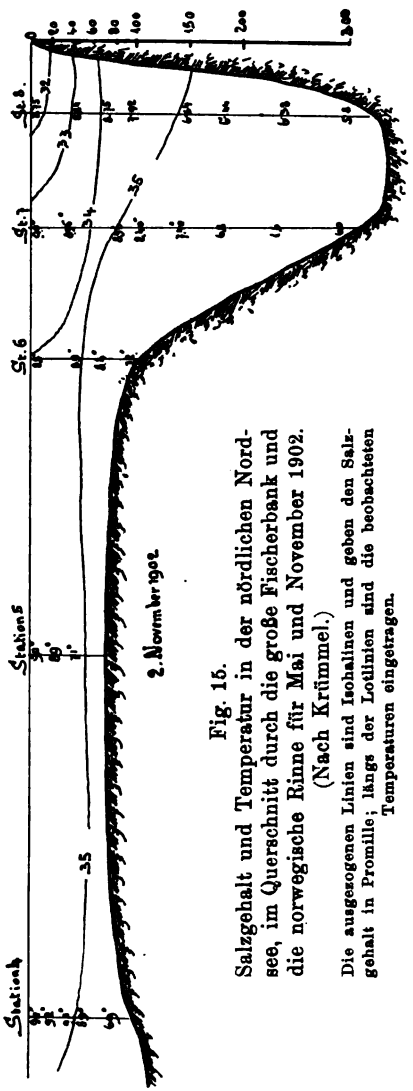


Fig. 15.
Salzgehalt und Temperatur in der nördlichen Nordsee, im Querschnitt durch die große Fischerbank und die norwegische Rinne für Mai und November 1902.
(Nach Krümmel.)
Die ausgezogenen Linien sind Isohalinen und geben den Salzgehalt in Promille; längs der Lotlinien sind die beobachteten Temperaturen eingetragen.

Daraus ergeben sich einerseits salzärmere, kühle Strömungen von den Polen zum Äquator, andererseits salzreichere, wärmere Strömungen vom Äquator zu den Polen.

Atlantik und Pazifik haben den größten Salzgehalt in den Passatregionen zu beiden Seiten des Äquators, weil hier die stärkste Verdunstung bei hoher Wärme stattfindet.

Digitized by Google

Der Salzgehalt der Nordsee beträgt ungefähr 3,4 %; er nimmt von Osten nach Westen zu.

Genaueren Aufschluß über die jahreszeitlichen Änderungen geben die deutschen Terminfahrten.

Die Darstellungen der Profile (Fig. 14 und 15) geben senkrechte Schnitte, wobei der horizontale Maßstab gegenüber dem vertikalen sehr beträchtlich verkürzt ist, und liefern ein Querschnittsbild der Nordsee in einer Länge von 315 km (= 170 Seemeilen). Die senkrechten Linien zeigen die Beobachtungsstationen, die darüberstehenden Ziffern die Nummern derselben (vgl. Karte Fig. 13). Die Kurven sind Isohalinen, d. h. Linien, welche Punkte gleichen Salzgehaltes verbinden (in Promille, also Gramm Salz im Kilogramm Seewasser).

Im Profil vom Mai (Fig. 14) erkennt man, wie sich das großenteils dem Kattegat entstammende und entlang der norwegischen Küste aus dem Skagerak abfließende Wasser (von weniger als 30 Promille Salzgehalt) als eine dünne oberflächliche Decke von 15—20 m von Ekersund her bis mitten auf die große Fischerbank erstreckte, in einer Breite von 220 km: der Mai ist in der Tat die Zeit, wo der sog. Baltische Strom seine größte Entwicklung erreicht. Im November 1902 (s. Profil Fig. 15) sehen wir dieses baltische Wasser und zwar nur mit 31 und 32 Promille Salzgehalt, hart an die Küste zurückgedrängt und die Schichten in größere Tiefen zusammengeschoben. Am auffälligsten ist aber das Verhalten der tieferen Lagen. Im Mai ist das sogenannte Nordseewasser von 34—35 Promille Salzgehalt hauptsächlich in der großen norwegischen Rinne zu finden, wo es nahe am Land bis zum Boden in mehr als 300 m Tiefe herrscht; seine niedrige Temperatur (4,7—4,8°) und der dieser genau entsprechende Luftgehalt zeigt, daß es sich um Wasser handelt, welches im Winter über der großen Fischerbank gelegen hat, dann vom Rand der Nordseebank her durch den herrschenden Meeresstrom in die Tiefe hinabgedrängt ist. Das ozeanische Wasser von mehr als 35 Promille Salzgehalt herrscht auf der großen Fischerbank von 20 m bis zum Grunde und ist auch an der Südwestseite der Rinne in die Tiefe hinabgestiegen. Im November aber liegt das Nordseewasser normal über der großen Fischerbank von der Oberfläche bis 60 m Tiefe; nur dicht am Boden findet sich das Ozeanwasser. Dieses erfüllt dann aber die tiefe Rinne unterhalb von 150 m gänzlich.

Es ist klar, daß mit solchen Verschiebungen der Wasserschichten auch große Änderungen in der Verbreitung der Organismen Hand in Hand gehen müssen, indem zunächst das Plankton und damit auch die Verbreitung einiger Speisefische davon beeinflußt wird.

Digitized by Google

Ähnlich liegen die Verhältnisse in der weit salzärmeren Ostsee, in der wieder der östlichste Teil der salzärmste ist. Der Salz-

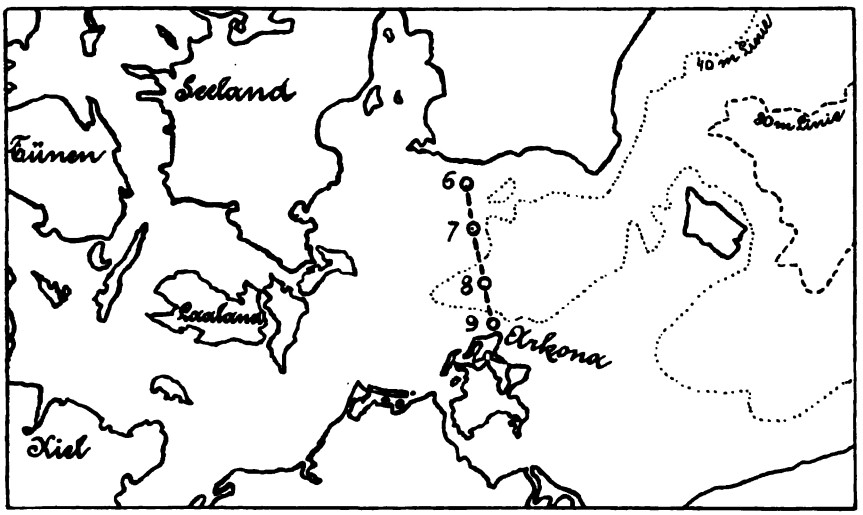


Fig. 16. Kartenskizze der Arkonatiefe in der Ostsee. (Nach Krümmel.)
(6—9: Stationen der deutschen Terminfahrten.)

gehalt der Ostsee beträgt beim Skagerak 3,4 %, nimmt dann nach Osten beständig ab, bis er im Finnischen Meerbusen nur noch 0,35 % beträgt.

Denken wir uns in der Ostsee etwa zwischen der Südspitze Schwedens und Rügen einen Schnitt geführt (Fig. 16), so finden wir (Fig. 17) wiederum an der Oberfläche die nach Westen ausfließende sogenannte Deckschicht mit 7,5—8 Promille Salzgehalt, an der schwedischen Seite bis 25 m, an der Rügenschen bis 10 m hinab; in der Tiefe das aus der Beltsee ostwärts, also einströmende, salzigere Wasser, das sich normalerweise rechts an die deutsche Seite drängt und in Station 8 seinen größten Salzgehalt mit 14,4 Promille besitzt. Im Februar hat die Deckschicht 8,2—9 Promille Salzgehalt, ist also um 1 Promille salziger als ge-

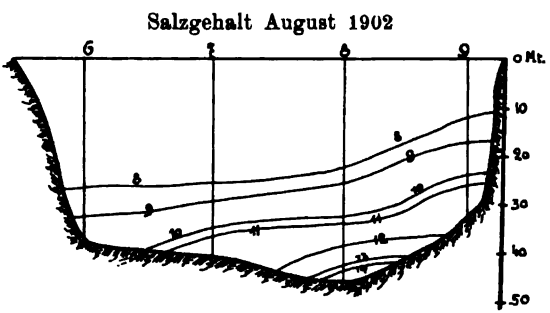


Fig. 17. Profil für den Salzgehalt der Arkonatiefe zwischen Trelleborg und Arkona (in Promille). (Nach Krümmel.)

Digitized by Google

wöhnlich, aber auch der Unterstrom ist unerhört salzreich und am Boden in Station 8 mit 23,5 Promille so salzig, wie sonst wohl im salzigen Belt. Diese in längeren, unregelmäßigen Zwischenräumen gewissermaßen stoßweise aus dem Belt in die Ostsee sich ergießenden Unterströme sind aber nicht nur salzreicher, sondern auch sauerstoffreicher, wie sich an zu verschiedenen Zeiten in der Ostsee auf ihren Sauerstoffgehalt geprüften Wasserproben feststellen ließ. Der Anteil des Sauerstoffes an der dem Tiefenwasser der Ostsee beigemischten Luft war nämlich im

November 1902	6,2 %
Mai 1903	25,2 %

Von da ab nahm der Sauerstoffgehalt wieder ab, denn es fand sich im

November 1903	14,9 %
Februar 1904	9,0 %

Man ersieht daraus, daß sich seit Februar 1903 das Tiefenwasser nicht erneuert hatte. Die konstante Abnahme des Sauerstoffes, mit der eine Anreicherung des Wassers mit Kohlensäure parallel ging, ist wohl dem Atmungsprozeß der Seetiere zuzuschreiben.

Wir sehen also, daß diese salzreichen Tiefenströme für die Lebensbedingungen in der Ostsee von höchstem Werte sind; ja es wird schon von älteren schwedischen Autoren berichtet, daß durch sie auch direkt die Ostseefauna jedesmal eine Bereicherung erfährt.

Wie sehr der Salzgehalt die Planktonverteilung in der Ostsee beeinflußt, konnte Apstein auf den Terminfahrten nachweisen; da zeigte es sich nämlich, daß die an das salzige Wasser der westlichen Ostsee angepaßten Planktonorganismen in der östlichen Ostsee nur in den unteren, salzreicheren Schichten leben können.

In den oberen, salzarmen Schichten, namentlich in Landnähe, scheint sich eine typische Ostseebrackwasserfauna entwickelt zu haben, deren Vertreter in ihrem Vorkommen vielfach auf die Ostsee beschränkt sind und im Mittelmeer und in der Adria, selbst in ähnlichen Lokalitäten, nicht gefunden wurden.

Unter den südlicher gelegenen Binnenmeeren zeichnet sich das Mittelmeer durch einen im Verhältnis zum Atlantik dieser Breite hohen Salzgehalt aus, der nach Osten zunimmt (hier ca. 3,87 %) und in der starken Verdunstung namentlich im südlichen Teile seine Ursache hat. Diese Verschiedenheit in der Konzentration des Wassers aus dem Mittelmeer und Atlantik bedingt eine Doppelströmung in der Meerenge von Gibraltar, indem hier das salzärmere, leichtere Wasser

Digitized by Google

des Atlantik einen Oberflächenstrom nach dem Mittelmeer erzeugt, während ein salzreicherer Unterstrom über die submarine Erhebung hinweg, die Afrika mit Europa verbindet, nach dem offenen Ozean hinausfließt.

In der Adria (Fig. 18) schwankt der Salzgehalt zwischen 3,3 und 3,85 % und zwar nimmt er von NW nach SO zu; infolge des reichlichen Süßwasserzuflusses finden wir an der Poebene die niedrigsten Werte. Auffallend salzarm ist das Schwarze Meer (1,9 %) wegen starker Süßwasserzufuhr und schwacher Verdunstung; doch nimmt der Salzgehalt im Marmarameer bereits zu. Am höchsten steigt der Salzgehalt im Roten Meere, in dem die Verdunstung so enorm ist, daß sie von der Oberfläche jährlich eine Schicht von etwa 7 m Dicke wegnimmt. Die Zufuhr erfolgt vom Indischen Ozean, da der Ausfall durch die geringen Niederschlagsmengen und die spärlichen Wasserläufe der Küsten nicht gedeckt werden kann. Nach den Untersuchungen von Luksch ist der Salzgehalt im Süden am geringsten und steigt nach dem Norden, um im Golf von Suez ein Maximum von über 4,18 % zu erreichen.

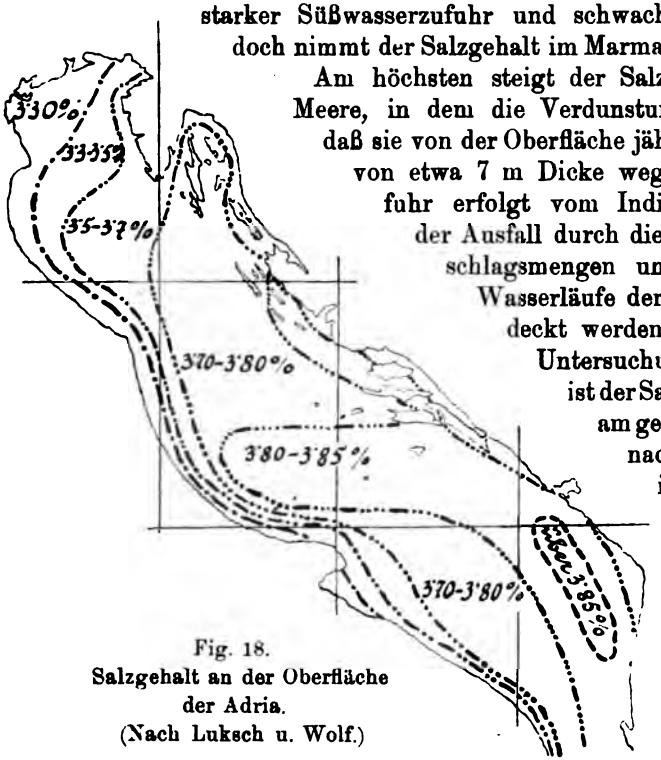


Fig. 18.
Salzgehalt an der Oberfläche der Adria.
(Nach Luksch u. Wolf.)

Eine weitere Steigerung ist nur noch möglich, wo einzelne Salzseen ohne entsprechende Süßwasserzufuhr starker Verdunstung ausgesetzt sind. So beträgt der Salzgehalt des Toten Meeres an der Jordanmündung nur 2,4 %, am Nordwestende aber bereits 20,58 % und steigt in 200—300 m Tiefe auf 27—28 %.

In welcher Weise erhebliche Verschiedenheiten des Salzgehaltes die Verteilung des Planktons beeinflussen, lehren die Untersuchungen Meißners über das Plankton des Aralsees.

Die Mitte dieses Sees zeigt mittleren Salzgehalt und führt als Leitform *Codonella relicta* und *Evadne anonyx*, während für den salz-

Digitized by Google

ärmeren, durch die Insel Kug-Aral abgetrennten Nordteil *Notholca acuminata* charakteristisch ist.

Bezüglich der Verteilung des Salzgehaltes in vertikaler Richtung geht schon aus dem Mitgeteilten hervor, daß das oberflächliche, spezifisch leichtere Wasser salzärmer ist und demnach der Salzgehalt im allgemeinen nach der Tiefe zunimmt.

Es wurde z. B. während der deutschen Tiefsee-Expedition in der Antarktis vor Enderby-Land der Salzgehalt des Oberflächenwassers auf 33,7 % berechnet, während er in 150 m 34 %, in 1500 m 34,6 % aufwies. Chun erklärt aus der Salzarmut der oberen 40 m-Schicht auch die Planktonarmut des antarktischen Oberflächenwassers, die in nächster Nähe der Eisfelder am auffälligsten ist. Der geringe Salzgehalt des arktischen und antarktischen Oberflächenwassers rührt von dem Schmelzwasser der Eisberge und Eisfelder her. Im allgemeinen sind aber die Veränderungen des Salzgehaltes nach der Tiefe weder konstant noch bedeutend.

Wollen wir nun die näheren Beziehungen feststellen, die zwischen der chemischen Zusammensetzung des Meerwassers — zunächst seinem Salzgehalt — und dem Plankton bestehen, so müssen wir uns die schon früher erwähnten Beobachtungen in Erinnerung rufen, nach denen das Plankton tatsächlich in seiner Verbreitung vielfach an einen gewissen Salzgehalt gebunden erscheint.

Nach Brandts Experimenten müssen wir die koloniebildenden Radiolarien als in hohem Grade „stenohalin“ bezeichnen. „Wenn man Sphärozoen in eine Mischung von Seewasser mit etwas Süßwasser bringt, so sterben sie schon nach einigen Stunden.“ Brockmann, der mit Helgoländer Planktondiatomeen experimentierte, fand, daß solche Formen, die der Aussüßung am besten widerstanden (das sind solche, die erst bei 19,0—18,0 spez. Gew. starben), auch als Hauptvertreter des Phytoplankton im Brackwasser der Weser zu finden waren, so Coscinodiscus- und Biddulphia-Arten. Formen dagegen, welche schon bei einer Herabsetzung des spez. Gewichtes von 25,0 auf 24,8 bis 23,0 abstarben, fehlten dem Hyphalmyroplankton der Weser fast durchaus, wie z. B. *Chaetoceras*, *Rhizosolenia*, ferner *Guinardia* und *Eucampia*. „Die empfindlichen Arten sinken schon beim Eintritt in das Brackwasser zu Boden. Je weniger sie dagegen von einem bestimmten Salzgehalt abhängig sind, um so weiter vermögen sie ins Brackwasser vorzudringen. Aber auch solche Arten, die ihr Leben noch in schwach salzigem Wasser zu fristen vermögen, scheinen die Vermehrungsfähigkeit größtenteils einzubüßen (*Biddulphia sinensis*).“

Sehr gut gewöhnt sich unter den Zooplanktonten die Ohrenqualle,

Digitized by Google

Aurelia aurita, an Brack- und Süßwasser und wandert in der Ostsee nach dem Finnischen und Bottnischen Meerbusen, wo der Salzgehalt bis auf $^1/_2$ % herabgeht, ja sie geht sogar in die Mündungen des Pregel- und Memelflusses, und im Kaiser-Wilhelm-Kanal, in den im Mai 1895 Seewasser geleitet worden war, fanden sich schon im Anfang August des Eröffnungsjahres zahlreiche Quallen, *Aurelia* und *Cyanea*, sogar bis Rendsburg oder vielleicht noch weiter westlich, wie Brandt mitteilt. Auch die *Crambessa Tagi* sucht sogar mit Vorliebe die Flußmündungen auf, und Haeckel fand sie im Tajo selbst.

Nicht wenige Meerestiere scheinen nur in der Jugend, eben während ihres ploterischen Lebens, besonders empfindlich gegen Salzgehaltsänderungen, also stenohalin zu sein und können erst im Alter ohne Schaden auch im Süßwasser existieren. Ich verweise diesbezüglich auf die Untersuchungen J. Loebs an *Fundulus*, einem amerikanischen Fisch, der sich um so empfindlicher gegen Wasserentziehung (durch Einsetzen in konzentriertere Salzlösungen) zeigt, je jünger er ist.

Andererseits hat man beobachtet, daß Süßwasserdaphnien wohl im Seewasser absterben, daß aber die aus den übrigbleibenden Eiern sich entwickelnde Brut eine Steigerung des Salzgehaltes ohne Schaden ertrug. „Das Individuum geht zugrunde, aber die Art paßt sich an“ (J. Walther).

Das Vorkommen des Copepoden *Paracalanus* sowie der planktonischen Eier von Ostseefischen (Scholle, Flunder, Kliesche, Dorsch und Sprott) ist, wie wir den Ergebnissen der deutschen Terminfahrten entnehmen, in hohem Grade abhängig von dem spezifischen Gewicht des Seewassers. Die erwähnten Planktonten finden sich allgemein nur in stärker salzhaltigem Wasser; in Wasserschichten unter 10 Promille Salzgehalt kommen durchweg keine Eier mehr vor. Dementsprechend nimmt die Zahl der schwimmenden Fischeier von der salzreichen westlichen Ostsee nach der salzärmeren östlichen beständig ab; in der letzteren finden sich die Eier nur noch an wenigen tiefen Stellen in den dort angehäuften salzreichen Wasserschichten über dem Boden.

Wie sehr der Salzgehalt die Menge der Eier beeinflußt, zeigt deutlich die nachstehende Skizze (Fig. 19), in der nach einer Arbeit von Ehrenbaum und Strodtmann die Beziehungen zwischen der Dicke der stark salzhaltigen Meeresschichten und der Menge der Eier in der Ostsee während der „Terminfahrten“ im Mai veranschaulicht werden.

Der obere Teil der Figur gibt für die einzelnen Stationen in Metern die Dicke der Wasserschichten wieder, deren Salzgehalt über

Digitized by Google

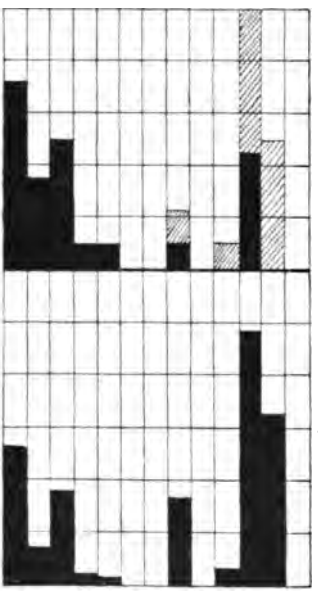


Fig. 19. Beziehungen zwischen der Dicke der stark salzigen Wasserschichten (oben) und der Menge der Fischeier in der Ostsee (unten). (Nach Ehrenbaum und Strodtmann.)

15 ‰ hinausgeht, für die östliche Ostsee sind außerdem auch die Schichten von 10—15 ‰ Salzgehalt in Schraffierung angefügt. Die Säulen der unteren Figur stellen die auf den Stationen gefangenen Eimengen dar und zwar jedesmal die Durchschnittszahl der in einem Eiernetzzuge erbeuteten Eier. Wir sehen oben und unten die Höhe der Säulen fast in gleichem Verhältnis zu- und abnehmen.

Nur für wenige Planktonten sind bezüglich des Salzgehaltes die Grenzwerte genauer bekannt. Nach den ausgezeichneten Untersuchungen Schmidts bildet z. B. für die Leptocephalen ein Salzgehalt von 35,20 ‰ (und nebenbei bemerkt eine Temperatur von 7°) in 1000 m Tiefe die untere Grenze des Vorkommens. Daraus erklärt sich u. a. das Fehlen der Leptocephalen in der Nordsee.

Endlich scheint der Salzgehalt direkt auch die äußere Form und das Volumen bzw. die Größe der Planktonorganismen zu beeinflussen. Heincke, Ehrenbaum und Strodtmann berichten z. B., daß die planktonischen Eier der Ostseefische mit wenigen Ausnahmen größer sind als bei den Artgenossen der Nordsee und in der westlichen Ostsee wiederum größer als in dem östlichen, salzarmen Teil.

Von höchster Bedeutung für das Leben des Haliplanktons ist die im Meerwasser gelöste Luft. Während in 100 Teilen atmosphärischer Luft 21 Teile Sauerstoff und 79 Teile Stickstoff vorhanden sind, ändert sich in den Ozeanen das Verhältnis zugunsten des Sauerstoffs, wenn auch Schwankungen in einzelnen Meeresteilen vorhanden sind.

Nach älteren Angaben beträgt der Sauerstoffgehalt der Nordsee 33,6—34,1 % der absorbierten Luft, in den europäischen Nordmeeren überhaupt kann er nach Tornoe bis auf 36,7 % steigen. Im Großen Ozean fand Buchanan während der Challenger-Expedition nur 33 % und in den antarktischen Meeren stieg der Sauerstoffgehalt wieder auf 35 %. Wir können also sagen, daß das Seewasser für Sauerstoff ein größeres Absorptionsvermögen besitzt als für Stickstoff und daß

Digitized by Google

der Sauerstoffgehalt in den warmen Meeren etwas geringer ist als in den kalten, was wohl auf die verschiedenen Temperaturverhältnisse zurückzuführen ist.

Nach den Beobachtungen der Challenger-Expedition nimmt der Sauerstoffgehalt nach der Tiefe allmählich ab. Nur zwischen 200 und 400 Faden (365—730 m) erfolgt die Abnahme rapid, sprungweise, um hier ein Minimum zu erreichen und nach der Tiefe allmählich wieder zu steigen, ohne aber das Oberflächenminimum auch nur entfernt zu erreichen.

Die deutsche Tiefsee-Expedition hat übereinstimmende Ergebnisse erhalten. Bis zu 50 m Tiefe (also ungefähr in der Zone üppigsten Gedeihens der Planktonflora) ergab sich ein Sauerstoffgehalt von ungefähr 8 ccm im Liter Seewasser. Zwischen 50 und 300 m (das ist in einer Zone, die ungefähr mit der Ausbreitung der Schimperschen „Schattenflora" zusammenfällt) sinkt der Gehalt bis auf wenig mehr als 4 ccm, um endlich unter allmählicher Zunahme bei 4000 m sich auf ungefähr 5,5 ccm zu erheben.

Der hohe Sauerstoffgehalt der oberflächlichen Meeresschichten erklärt sich leicht aus der direkten Aufnahme aus der Atmosphäre sowohl wie aus der Tätigkeit der nur in den oberen, durchleuchteten Schichten vorkommenden, Sauerstoff produzierenden Phytoplanktonten.

Bei den Untersuchungen von Knudsen und Ostenfeld-Hansen „über das Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Sauerstoff- und dem Kohlensäuregehalt des Meerwassers und dem Plankton des Meeres" enthielt 1 Liter reines Meerwasser 6,27 ccm Sauerstoff, dieselbe Quantität mit Diatomeen dagegen im Licht nach 3 Stunden schon 17,27 ccm. Die Diatomeen hatten demnach in der kurzen Zeit 11 ccm Sauerstoff entwickelt.

Von dem Sauerstoffverbrauch der Zooplanktonten soll (nach den Untersuchungen von Vernon) umstehende Tabelle eine Vorstellung geben.

Im allgemeinen wächst die Intensität des Stoffwechsels der Organismen mit abnehmender Größe nach einem bestimmten Gesetze. Der Sauerstoffverbrauch ist dementsprechend am bedeutendsten bei den Planktonbakterien; er beträgt pro Kilogramm organischer Trockensubstanz 300 000 000 mg. Als „minimalen stündlichen Lebensraum" bezeichnen wir die Wassermenge, die ein Tier mindestens pro Stunde braucht; er beträgt für Sauerstoff das 144,0 fache des Tiervolumens bei *Collozoum*, das 1,32 fache bei *Rhizostoma*, das 0,26 fache bei *Salpa tilesii*. Bemerkenswert sind weiters die Angaben Pütters, daß die Größe des Sauerstoffbedarfes bei den Tunikaten wenigstens in keinem

Digitized by Google

Stamm	Klasse	Ordnung	Spezies	Sauerstoffverbrauch pro kg org. Trockensubstanz pro Stunde mg	Zahl der Tiere, die 1 kg organischer Trockensubstanz enthalten	Sauerstoffverbrauch pro 1 Tier in 1 Stunde mg
Protozoa	Rhizopoda	Radiolaria	Collozoum inerme	27776	2500000	0,111
Cnidaria	Hydrozoa	Scyphomed.	Rhizostoma pulmo	1940	2400	0,808
"	"	Hydromed.	Carmarina hastata	2320	7,750	0,30
"	Ctenophorae	Cestidae	Cestus veneris	1558	5,400	0,288
Mollusca	Gastropoda	Heteropoda	Pterotrachea mutica	2110	3,000	0,70
Tunicata	Salpae	Desmomyaria	Salpa pinnata	4458	121000	0,036
"	"	"	Salpa tilesii	639	4000	0,159

Verhältnis steht zu der bisweilen gewaltigen Entwicklung des Kiemenapparates dieser Tiere. Die kiemenlosen Quallen (*Rhizostoma*) haben mit 0,808 mg Sauerstoffverbrauch ein wesentlich höheres Sauerstoffbedürfnis als *Salpa tilesii* mit 0,159 mg Sauerstoffverbrauch pro Tier und Stunde.

Je mehr der Sauerstoff nach der Tiefe abnimmt, desto mehr verarmt auch (in quantitativer Hinsicht wenigstens) das Planktonleben, was sich am besten nach den Untersuchungen russischer Forscher am Kaspisee und am Schwarzen Meere demonstrieren läßt. In den oberen 150 m des Kaspi fand Knipowitsch eine reiche Copepodenfauna, die aber in tieferen Regionen zugleich mit der hier beginnenden Sauerstoffabnahme verarmt; dafür treten in 150 m Tiefe Schizopoden auf. Unterhalb 350 m erfolgt eine weitere Abnahme des Planktonlebens und weiter unten ist dieses alsbald erloschen.

Im Schwarzen Meere wurde von A. Lebedinzeff von einer Tiefe von 183—200 m an eine Vergiftung des Wassers durch Schwefelwasserstoff beobachtet. Der H_2S-Gehalt nimmt mit der Tiefe beständig zu und steigert sich am Meeresgrunde in 2500 m Tiefe bis fast auf das 20-fache. Vor den Schichten mit H_2S wird auch hier von einer bestimmten Tiefe an ein Abnehmen des Sauerstoffes konstatiert, der sein Minimum in 183—200 m erreicht. Entsprechend der Abnahme des Sauerstoffes schwindet in diesen Schichten auch das Plankton und in Tiefen von 183 m bis zum Meeresgrunde ist, abgesehen von anaëroben Bakterien, alles Leben erloschen. Auch in

Digitized by Google

den norwegischen „Pollen“ kommt es bisweilen zu einer bedenklichen Herabsetzung der Sauerstoffmenge und Bildung von Schwefelwasserstoff — zum Schaden der dort unterhaltenen Austernkulturen (Helland-Hansen).

Neben dem Sauerstoff interessiert uns weiter der im Vergleich zum Süßwasser größere Kohlensäuregehalt des Meerwassers. Der Mittelwert beträgt 99 mg auf 1 l Wasser, was einer Kohlenstoffmenge von 27 mg entspricht. In den wärmeren Meeren erhalten wir etwas geringere Werte als in den Nordmeeren, wohl aus demselben Grunde wie beim Sauerstoff. Erheblich höhere Werte ergeben sich für den Gesamtkohlenstoff. Nach Pütter enthält 1 l Seewasser 92 mg. Da, wie eben erwähnt, 27 mg in Form von CO_2 nachgewiesen sind, bleiben pro Liter 65 mg C, die in Form komplexer Verbindungen im Seewasser enthalten sind.

Wie wir später noch ausführlicher zu berichten haben werden, basiert u. a. auf der Beobachtung dieses Reichtums an gelösten organischen Kohlenstoffverbindungen die Ansicht Pütters, daß diese Kohlenstoffverbindungen für niedere marine Tiere in verschiedenem Maße, für manche vielleicht ausschließlich, als Nahrungsquelle dienen.

Es ist klar, meint Henze, daß diese neuen Ideen ohne weiteres diskutabel sind, sobald der exakte Nachweis erbracht ist, daß sich tatsächlich einigermaßen nennenswerte Mengen organischer Verbindungen im Meerwasser gelöst finden. Die bei Henzes Kontrollversuchen gefundenen Zahlen beweisen aber, „daß die Differenzen zwischen den Mengen von Kohlensäure, die im Meerwasser absorbiert oder an Karbonate gebunden ist, und derjenigen, die aus eventuell existierenden gelösten Substanzen stammt, so gering sind, daß sie in die Fehlergrenzen fallen.“

Umgekehrt wie der Gehalt an Sauerstoff verhält sich der Überschuß an absorbierter Kohlensäure mit zunehmender Tiefe. An der Oberfläche enthält das Liter Seewasser ungefähr 5 ccm gebundene Kohlensäure; allmählich steigt der Gehalt, um freilich erst in nahezu 3000 m Tiefe 6 ccm zu erreichen.

Diese ansehnliche Menge von Kohlensäure bedingt gewisse Eigentümlichkeiten in der Organisation der abyssalen Fauna.

Unter dem großen Druck, der in der Tiefe herrscht, löst die Kohlensäure den Kalk auf, und daher finden sich in den größten Tiefen oft nur spärliche Trümmer von Kalkschalen abgestorbener Tiere. Die Folge davon ist, daß die Vertreter gehäusebauender Tiere in der Tiefsee hier nicht mehr genügend kalkige Nadeln und Schalenstücke als Baumaterialien vorfinden und nicht mehr imstande

Digitized by Google

sind, ihre Gehäuse in gleicher Weise aufzuführen wie ihre Verwandten in höheren Meeresschichten. Auch unter den Vertretern des abyssalen Planktons macht sich Kalkarmut bemerkbar. Der eigenartigen, planktonischen Tiefseeholothurie, *Pelagothuria* (Fig. 20), fehlen z. B. die für die Seegurken so charakteristischen Kalkkörper vollkommen.

Mit dem Schwunde des Kalkskelettes geht, wie es scheint, eine Verdickung der Kieselskelette der abyssalen Planktonten parallel. So finden wir, daß die Tiefseeradiolarien in vielen Fällen mit einer dickeren Schale ausgerüstet sind als ihre Verwandten in den oberflächlichen Schichten. Die Lückenräume des Maschenwerkes sind enger, die Balken dicker. Überdies zeichnen sich auch die Schalen der eigentlichen Kaltwasserformen bisweilen durch ihre Dicke aus (Challengeriden).

Von höchster Bedeutung für die Produktivität des Meerwassers ist sein Gehalt an Stickstoff und Stickstoffverbindungen.

Fig. 20. *Pelagothuria ludwigi Chun.* (Nach Chun.)

Wir wissen, daß sich das Phytoplankton, die Urnahrung, aufbaut aus unorganischen Stoffen, die im Wasser enthalten sind, und aus Wasser selbst.

Bis zur Zeit der Entdeckung der primitiven, prototrophen Bakterien, der Salpeter- und Stickstoffbakterien, glaubte man, daß nur die grüne Pflanze (neben den Rot- und Braunalgen des Meeres) imstande sei, die Kohlensäure der Luft mit Hilfe des Sonnenlichtes zu assimilieren und in organische Substanz überzuführen.

Die Auffindung der farblosen Salpeterbakterien hat uns aber gezeigt, daß diese primitiven Organismen befähigt sind, ihre Leibessubstanz lediglich aus der Kohlensäure der Luft und dem Stickstoff des Salpeters und unbeeinflußt vom Sonnenlicht aufzubauen.

Diese prototrophen Bakterien bedürfen entweder gar keiner organischen Nahrung (Salpeterbakterien), ja verschmähen sie sogar, oder vermögen doch wenigstens den Stickstoff in elementarer Form zu verarbeiten bei Gegenwart organischer Kohlenstoffquellen, vielleicht einfachster Art (Stickstoffbakterien). Von diesen Stickstoffbakterien ver-

Digitized by Google

arbeiten nur die einen, die sog. Nitritbakterien, den Ammoniak zu salpetriger Säure, die anderen, die Nitratbakterien, die salpetrige Säure weiter zu Salpetersäure und Salpeter.

Nun ist aber nach Brandt der Ozean, trotzdem ihm vom Lande her fortwährend Stickstoffverbindungen in beträchtlichen Mengen zufließen, so arm an ihnen, daß sie für seine Produktionskraft nach dem Gesetz des Minimums geradezu bedingend werden. Die Nährsalze werden nämlich, im Gegensatze zum Kontinent, von den Meerpflanzen nicht direkt dem Boden, sondern dem umgebenden Wasser entzogen, das eine sehr verdünnte Nährlösung darstellt, aus der sich die organische Substanz, die Urnahrung des Meeres, nach bestimmten prozentischen Verhältnissen die zu ihrem Aufbau nötigen Substanzen auswählt. Aus diesem Grunde werden die am spärlichsten vorhandenen Rohstoffe zugleich die für die Produktivität des Meeres maßgebendsten sein, und zu ihnen gehören nach Brandt in erster Linie die Stickstoffverbindungen. Daß diese nun im Meere nur in so geringer Zahl vorhanden sind, erklärt Brandt aus der Anwesenheit gewisser denitrifizierender Bakterien, die imstande sind, den Salpeter rückläufig zu zersetzen in Nitrit, Ammoniak und freien Stickstoff. Sie bedingen eine Selbstreinigung des Ozeans, indem sie eine durch fortwährende Zufuhr anorganischer, stickstoffhaltiger Substanzen hervorgerufene Verjauchung desselben verhindern.

Nach den Angaben Natterers enthält ein Liter Oberflächenwasser des Mittelmeeres im Mittel etwa 0,05 mg Stickstoff (in Form von Ammoniak). Der Gesamtstickstoff eines Liters Seewasser beträgt nach Pütter 0,74 mg.

Wenn nun tatsächlich der Stickstoffgehalt ein Kriterium für die Produktivität eines Meeres ist, wenn weiter, wie durch Versuche mit *Bacterium actinopelte* Baur und *B. lobatum* Baur festgestellt wurde, die denitrifizierenden Bakterien des Meeres ihre zerstörende Wirksamkeit ebenso bei erhöhter Temperatur steigern wie die im Ackerboden lebenden, so muß der größeren Produktionskraft der nordischen Meere auch ein größerer Gehalt an Stickstoffverbindungen entsprechen. Und in der Tat geht aus den Untersuchungen Rabens hervor, daß die äußerst geringen Mengen von Stickstoffverbindungen in den nordischen Meeren immer noch größer sind als in den wärmeren Meeren.

Während, wie eben erwähnt, Natterer in 1 l Oberflächenwasser des Mittelmeeres im Mittel etwa 0,05 mg Stickstoff (in Form von Ammoniak) fand, ergaben die Bestimmungen von Raben in 1 l Oberflächenwasser der Nord- und Ostsee im Mittel 0,1 mg Stickstoff.

Während ferner nach Natterer im Mittelmeerwasser die Nitrite

Digitized by Google

in sehr geringer, kaum meßbarer, die Nitrate in überhaupt nicht nachweisbarer Menge vorhanden sind, sind nach Rabens Untersuchungen Nitrite und Nitrate zusammen im allgemeinen in größerer Menge vertreten als Ammoniak.

Die Planktonproduktivität der Nordsee, der westlichen und östlichen Ostsee kommt in dem Stickstoffgehalt deutlich zum Ausdruck, indem die westliche Ostsee stickstoffreicher ist als die östliche Ostsee und die Nordsee.

Der Stickstoffgehalt ist aber nicht nur in verschiedenen Wasserschichten, sondern auch an derselben Stelle und in derselben Wasserschicht zu verschiedenen Zeiten verschieden. In der Nordsee z. B. ist der Ammoniakgehalt des freien Wassers im Mai im allgemeinen größer als im August und November, in der Ostsee waren während der Terminfahrten die Werte im August höher als im November.

Suchen wir nun nach anderen, nach dem oben erklärten Gesetz des Minimums nur spurenweise im Meerwasser vertretenen Pflanzennährstoffen, so finden wir in der Nordsee einen mittleren Gehalt an Kieselsäure von 0,9, in der Ostsee einen solchen von 1,16 %; es kommen also im Durchschnitt auf 1 Million Teile Meerwasser 1 Teil gelöste Kieselsäure. Sie ist also für eine sehr wichtige Gruppe von Nahrungsproduzenten im Meere, die kieselschaligen Diatomeen, zu gewissen Zeiten und in manchen Gebieten im Minimum vorhanden. Wenn nach den Untersuchungen von Brandt bei stärkster Wucherung der Diatomeen in der Kieler Föhrde (im Frühjahr) etwa 1 Teil feste Kieselsäure (in Gestalt von Diatomeenschalen) auf 1 Million Teile Meerwasser entfällt, also auch nur im Verhältnis 1 : 1 Million vorhanden ist, dann wird auch bei den wuchernden Diatomeen für die Neubildung der Schalen das Rohmaterial nicht ausreichen.

Für den Phosphorgehalt liegen noch keine einwandfreien Zahlen vor; wir nehmen daher vorläufig einen Durchschnittsgehalt von 0,75 Teilen Phosphor auf 1 Million Teile Wasser an.

Es hat nicht an Einwänden gefehlt, die man dieser Brandtschen Lehre vom Stoffwechsel im Meere entgegenstellte, und von Nathanson und Pütter sind sogar Versuche gemacht worden, auf wesentlich anderen Wegen der Lösung derartiger Probleme näherzukommen. Wir werden uns mit ihren Ideen später noch zu beschäftigen haben. Aber selbst wenn sich die Brandtsche Lehre in ihrer gegenwärtigen Fassung nicht aufrecht erhalten lassen sollte, gebührt Brandt unstreitig das Verdienst, zum ersten Male in großzügiger Weise die Frage vom Stoffkreislauf im Meere behandelt zu haben.

Digitized by Google

Wenn wir bisher die Beziehungen zwischen der chemischen Zusammensetzung des Wassers und dem Plankton in seiner Gesamtheit festzustellen suchten, wollen wir nun im einzelnen zu erfahren trachten, ob überhaupt und in welchem Ausmaß die einzelnen, im Meerwasser gelösten Stoffe für das Leben und Gedeihen der einzelnen Planktonten von Belang sind. Wir werden den besten Einblick gewinnen, wenn wir nach dem Vorschlage Herbsts in künstlichem Seewasser die Entwicklung einer Planktonlarve, und zwar der Echinodermenlarve beobachten, und in den betreffenden Kulturen, um die Notwendigkeit der einzelnen Stoffe zu prüfen, diese jedesmal durch einen anderen ersetzen, d. h. es wird, soll die Notwendigkeit eines Stoffes geprüft werden, wie gewöhnlich künstliches Seewasser erzeugt und nur an Stelle der betreffenden Verbindung eine mit derselben äquimolekulare (also isotonische) gewählt, die den zu prüfenden Stoff nicht enthält.

Es zeigt sich nun, daß von den im Meerwasser gelösten Stoffen die einen schon von Beginn der Entwicklung an vorhanden sein müssen und sofort auch vom Echinodermenei aufgenommen werden, die anderen aber erst früher oder später für die ältere Larve von Bedeutung sind und dieser von einem bestimmten Zeitpunkt ab zur Verfügung stehen müssen. Von Beginn der Entwicklung an müssen z. B. im Meerwasser gelöst enthalten sein: Chlor, Natrium, Kalium, Calcium; erst später während der Entwicklung werden u. a. benötigt: Sulfate, Karbonate, Magnesium. Phosphor und Eisen scheinen zur Entwicklung überhaupt nicht nötig zu sein, obzwar das erstere stets im natürlichen Seewasser vorhanden ist. Es scheinen schon die unbefruchteten Seeigeleier genügend Phosphor (als Phosphat) zu enthalten, der bis zur Pluteusausbildung ausreicht.

Herbst fand ferner, daß zur normalen Befruchtung und Entwicklung der Seeigellarven ein bestimmter Alkalinitätsgrad notwendig sei, und Loeb konnte sogar durch Zusatz einer geringen Menge von NaOH zu gewöhnlichem Seewasser die Entwicklung einer Echinodermenlarve (*Arbacia*) beschleunigen, während in Wasser von ungenügender Alkalität knittrige und faltige Seeigellarven entstehen. Kalium steigert nicht nur die Größenzunahme, es ist auch für die Wimperbewegung notwendig. Dem Natrium und Chlornatrium scheint die Aufgabe zuzufallen, den Zellverband aufzulockern, während der Kalk völliges Auseinanderfallen der Furchungskugeln verhindern dürfte und in diesem Sinne als Antagonist des Natrium bezeichnet werden könnte. In kalkfreiem Wasser zerfallen die Furchungskugeln von Echinodermen- und Ascidieneiern, entwickeln sich aber, jede für sich, noch weiter. Außer für den Zellzusammenhalt ist Calcium auch für

Digitized by Google

die Kontraktilität der Medusen, Ascidien usw. notwendig. In Form von Calciumkarbonat ist endlich der Kalk zur Bildung des Kalkskelettes der Echinodermenlarven unentbehrlich, während schwefelsaurer Kalk hemmend auf die Skelettbildung einwirkt.

Das Kalium scheint mit der Wasseraufnahme beim Wachstum der Larven und auch mit der Wimperbewegung und Kontraktilität in Zusammenhang zu stehen.

Schwefel ist erst zur normalen Entwicklung der auf die Blastula und Gastrula folgenden Stadien von Bedeutung, da erst diese Sulfate aus dem Wasser aufzunehmen scheinen, und zwar dürften die Sulfate für die Ausgestaltung und Richtung des Darmes, für die Pigmentbildung, für die Regelmäßigkeit des Skelettes, für die Architektonik der Larvenformen (Bilateralität, Lage des Wimperringes usw.) von Wichtigkeit sein. Schließlich fällt dem Sulfat noch die Rolle zu, eine Hypertrophie des Wimperschopfes der Echinodermenlarve zu verhindern, die durch Calcium stark befördert wird.

Magnesium endlich ist für die Darmgliederung und Wimperbewegung der Larve von Wert, und auch bei der Skelettbildung muß dem Magnesium ein Anteil zugeschrieben werden.

Wir sehen daraus, daß zur Entwicklung einer Planktonlarve sehr verschiedene Stoffe notwendig sind, die zum Teil noch nicht im Ei enthalten waren, sondern erst früher oder später, je nach Bedarf, dem Meerwasser als der „Nährlösung" entnommen werden müssen.

Literatur.

1. Amberg, O. Beiträge z. Biologie d. Katzensees. Vierteljahresschr. Naturf. Ges. Zürich, Bd. 45, 1900.
2. Apstein, C. (s. p. 7 Nr. 1).
3. Apstein, C. Plankton in Nord- und Ostsee auf den deutschen Terminfahrten. Wissensch. Meeresunters. Kiel. N. F. Bd. 9. 1905.
4. Bachmann, H. (s. p. 17 Nr. 2).
5. Bally, W. Der obere Zürichsee. Arch. f. Hydrobiol. Bd. 3. 1907.
6. Birge, E. A. The Respiration of an Inland Lake. Popular Science Monthly. April 1908.
7. Brandt, K. Die Koloniebild. Radiolarien. Fauna u. Flora. Neapel, Bd. 13, 1885.
8. Brandt, K. Über d. Stoffwechsel im Meere. Wissensch. Meeresunters. Kiel. N. F. Bd. 4 u. 6. 1899 u. 1902.
9. Brockmann, Ch. Über d. Verhalten d. Planktondiatom. d. Meeres bei Herabsetzung d. Konzentration d. Meereswassers. Wissensch. Meeresunters. Helgoland. N. F. Bd. 8. 1906.
10. Chun, C (s. p. 17 Nr. 4).
11. Doflein, F. Ostasienfahrt. Leipzig u. Berlin, B. G. Teubner, 1906.
12. Ehrenbaum, E., und Strodtmann, S. Eier und Jugendformen der Ostseefische. Wiss. Meeresunters. Helgoland. N. F. Bd. 6. 1904.
13. Fordyce, Ch. The Cladocera of Nebraska. Stud. zool. Lab. Nebraska 1901.

Digitized by Google

14. Forel, F. A. Allgemeine Biologie eines Süßwassersees (in: Zacharias, s. p. 8 Nr. 26).
15. Fritsch, A., und Vávra, V. Unters. ü. d. Fauna d. Gewässer Böhmens. V. Unters. d. Elbeflusses u. seiner Abwässer. Prag 1901.
16. Heincke, Fr., und Ehrenbaum, E. Eier und Larven von Fischen d. deutschen Bucht. Wiss. Meeresunters. Helgoland. N. F, Bd. 3. 1900.
17. Helland-Hansen, B. Die Austernbassins in Norwegen. Intern. Revue der ges. Hydrobiol. Bd. 1. 1908.
18. Hensen, V. Über d. Bestimmung d. Planktons oder d. im Meere treibenden Materiales an Pflanzen und Tieren. 5. Ber. d. Komm. z. wiss. Unters. der deutsch. Meere. Kiel f. d. Jahr 1882—86. Bd. 12—16. 1887.
19. Henze, M. Bemerkungen zu den Anschauungen Pütters über den Gehalt des Meeres an gelösten organischen Kohlenstoffverbindungen und deren Bedeutung für den Stoffhaushalt des Meeres. Archiv f. ges. Physiol. Bd. 123. 1908.
20. Herbst, C. Exp. Unters. ü. d. Einfluß d. veränderten chemischen Zusammensetzung d. umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Tiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 55. 1893.
21. Herbst, C. Ü. d. zur Entwicklung d. Seeigellarven notwendigen anorganischen Stoffe. III. T. Arch. f. Entwicklgsmech. Bd. 17. 1904.
22. Karsten, G. Indisches Phytoplankton. Ergebn. d. Valdivia-Exp. Bd. 2. T. 2. 1907.
23. Keller, C. Das Leben des Meeres. Leipzig, C. H. Tauchnitz, 1894.
24. Knauthe, C. Beob. ü. d. Gasgehalt d. Gewässer im Winter. Biol. Cbl. Bd. 19. 1899.
25. Knipowitsch, N. Allgemeine Übersicht der Arbeiten der Kaspischen Expedition im Jahre 1904. Arbeiten der Kaspischen Expedition i. J. 1904. Bd. 1. 1906. (Russisch, m. deutsch. Resumé.)
26. Knudsen, Ostenfeld u. Hansen. Ü. d. Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Sauerstoff u. dem Kohlensäuregehalt des Meerwassers und dem Plankton des Meeres. Ann. Hydrograph. u. marit. Meteorologie. Bd. 24. 1896.
27. Kofoid, C. A. The Plankton of the Illinois River 1894—1899. Bull. Illin. Labor. of Nat. Hist. Bd. 6. 1903. Bd. 8. 1908.
28. Krümmel, O. Ber. ü. d. hydrogr. Unters.; in Herwig, W. Die Beteiligung Deutschlands a. d. internat. Meeresforschung. Jhg. I. II. III. 1905—1906.
29. Lebedinzeff in: Stenogr. Protok. ü. d. Verhandl. des Internat. Fischerei-Kongr. Wien 1905.
30. Lorenz, J. v. (s. p. 17 Nr. 13).
31. Luksch, J. Physikal. Untersuchungen. Exped. S. M. S. „Pola" i. d. Rote Meer. Denkschr. Mat. Nat. Klasse Akad. Wien. Bd. 65. 1898.
32. Meißner, W. Das Plankton des Aralsees. Biol. Cbl. Bd. 27. 1907.
33. Monti, R. Recherches sur quelques lacs du massif du Ruitor. Annal. Biol. Lac. Bd. 1. 1906.
34. Müller, F. C. G. Apparat zum Schöpfen von Wasserproben aus beliebiger Tiefe. Plöner Forschungsber. Bd. 10. 1903.
35. Natterer, K. Chemische Untersuchungen im östl. Mittelmeer. IV. Reise. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Bd. 61. 1894.
36. Pfenniger, A. B. z. Biologie d. Zürichsees. Zeitschr. f. Gewässerkunde. Bd. 4. 1902.
37. Pütter, A. Die Ernährung der Wassertiere Zeitschr. f. allg. Physiologie. Bd. 7. 1907.
38. Przibram, H. Einleitung i. d. Exp. Morphologie d. Tiere. Leipzig, Wien. F. Deuticke. 1904.

Digitized by Google

39. Richard, J. Sur une nouvelle bouteille destinée à recueillir l'eau de mer à des profondeurs quelconque. Compt. rend. 1902.
40. Sabrou, L. G. Rapport sur la Réunion des Assistants hydrographes à Copenhague et sur les méthodes d'analyse en usage dans les laboratoires du Conseil international permanent pour l'exploration de la mer. Bull. Mus. Océanogr. Monaco. Nr. 22. 1904.
41. Schmidt, Joh. Contributions to the Life-History of the Eel (Anguilla vulgaris Flem.). Conseil perm. intern. pour l'explor. de la mer. Bd. 5. Copenhague 1906.
42. Schröter und Vogler. Variationsstat. Unters. ü. Fragilaria crotonensis. Vierteljahresschr. naturf. Ges. Zürich. Bd. 46. 1901.
43. Seeliger, O. Tierleben der Tiefsee. Leipzig, W. Engelmann, 1901.
44. Seligo, A. Untersuchungen in d. Stuhmer Seen. Danzig 1900.
45. Seligo, A. Die häufigeren Planktonwesen nordostdeutscher Seen. Hydrobiol. Untersuchungen. III. Danzig 1907.
46. Stingelin, Th. Die Familie d. Holopedidae. Revue Suisse Zool. Bd. 12. 1904.
47. Thoulet, J. L'océan. Paris, Hachette et Co., 1904.
48. Thoulet, J. (s. p. 17 Nr. 18).
49. Vernon, H. M. The respiratory exchange of the lower marine inverte. brates. Journ. Physiol. Bd. 19. 1895—96.
50. Voigt, M. Die vertikale Verteilung des Planktons im großen Plöner See u. ihre Beziehungen zum Gasgehalt dieses Gewässers. Plöner Forschungsber. Bd. 12. 1905.
51. Waldvogel, T. Das Laurikerried u. d. Lützelsee. Vierteljahresschr. Zürich. Bd. 45. 1900.
52. Walther, J. Bionomie d. Meeres. Jena, G. Fischer, 1893.
53. Wesenberg-Lund, zitiert v. Karsten (s. Nr. 22).
54. West, W. and G. S. A further contribution of the freshwater Plankton of scottish lochs. Trans. roy. soc. Edinburg. Bd. 41. 1905.
55. Zschokke, F. Die Tierwelt d. Hochgebirgsseen. Denkschr. schweiz. naturf. Ges. Bd. 37. 1900.

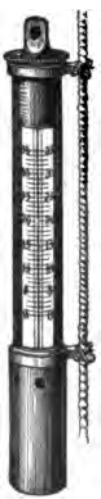


Fig. 21. Träges Thermometer. (Klischee von Zwickert, Kiel.)

3. Temperatur des Wassers.

A. Apparate.

Im einfachsten Falle, wo es sich um keine exakten Messungen des Oberflächenwassers handelt, genügt jedes beliebige Thermometer. Tauglicher schon ist das Träge- oder das Pinselthermometer (Fig. 21).

Die Entnahme der Wasserprobe geschieht auf See zumeist mittels eines Segeltucheimers (sog. Admiral), der einige Zeit nachgeschleppt und gut ausgespült werden muß, damit seine eigene Temperatur die des Wassers nicht ändere. Die Ablesung der Skala hat im Schatten zu erfolgen. Thermometer mit kleinem Schöpfgefäß aus Metall sind bequemer, aber entsprechend teuerer, nach Krümmel indessen „von nebensächlichem Wert."

Digitized by Google

In der gemäßigten und tropischen Region, wo die Temperatur des Wassers sukzessive nach dem Grunde zu abnimmt, werden gewöhnlich Maximum- und Minimum-Thermometer verwendet, die, wenn es sich um bedeutende Tiefen handelt, gegen den gewaltigen Druck (1 Atmosphäre pro 10 m) durch eine besondere Glashülle geschützt sein müssen.

Ein Maximum-Minimum-Thermometer (Fig. 22), also ein Instrument zur selbsttätigen Aufzeichnung der höchsten und tiefsten Temperatur für einen beliebigen Zeitraum, wurde schon im Jahre 1782 von Six beschrieben. Es besteht aus einer U-förmig gebogenen Glasröhre, die an ihren beiden oberen Enden zugeschmolzen und erweitert ist. Der untere Teil der Röhre ist mit Quecksilber, der eine Arm (1) von *a* bis obenhin mit Weingeist oder Kreosot gefüllt. Der andere Schenkel (2) ist in seinem oberen Teile luftleer, bis *c* hin aber auch mit einer thermometrischen Flüssigkeit angefüllt. In den beiden mit Weingeist bzw. Kreosot gefüllten Teilen befindet sich je ein Stahlstift, der durch kleine an ihm befestigte Borsten das Bestreben hat, sich in jeder Stellung zu erhalten. Wird das Thermometer nun in kalte Schichten versenkt, so zieht sich der Weingeist im Schenkel 1 zusammen und Stift I wird durch den Meniskus *a* hinaufgeschoben. Im warmen Wasser dehnt sich der Weingeist wieder aus und treibt das Quecksilber, also auch den Meniskus *b* und den Stift II vor sich her, während Stift I stehen bleibt. Stift I zeigt also die niedrigste, Stift II die höchste Temperatur an. Die Zurückführung der Stahlstifte nach beendeter Ablesung geschieht durch einen an den Schenkeln herabgeführten Magneten. Solche Indexthermometer erfordern eine erhebliche Anpassungszeit (meist 7 Minuten) und müssen beim Aufholen möglichst vor Erschütterungen bewahrt bleiben, da sich der Index sonst verschiebt.

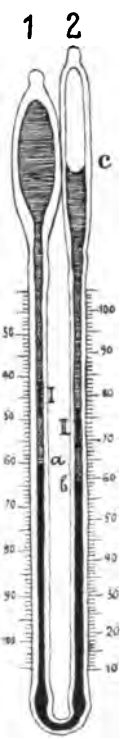


Fig. 22. Maximum- und Minimumthermometer nach Six für Tiefseegebrauch von L. Casella in London. (N. Krümmel.)

Ein weiterer Apparat, dessen Anwendung besonders in den arktischen und antarktischen Meeren unentbehrlich ist wegen der eigenartigen Temperaturverhältnisse, wie sie durch die dort herrschende dichotherme Schichtung der Wassermassen gegeben sind, ist das von der Firma Negretti und Zambra in London konstruierte Umkipptthermometer (Fig. 23).

Bei diesem ist die Kapillarröhre an einer Stelle der-

Digitized by Google

Fig. 23. Richters verbessertes Propeller-Kippthermometer. (Nach Doflein.)
I vor, *II* nach dem Kippen, *Pr* Propeller, *K* Kabel, *P* Pumpenbremse, *Th* Thermometer mit Metallhülse.

art verengt, daß bei der Umkehr des Apparates (Fig. 23, II) ein der betreffenden Temperatur genau entsprechendes Stück des Quecksilberfadens abreißt und in den nach dem Umkippen unteren Teil der Kapillarröhre fällt, wo es als kleine Masse so gut wie keine Änderungen durch spätere Temperatureinwirkungen erleidet. Das Umkippen erfolgt beim Heraufziehen des Instrumentes durch die Drehung des Propellers (*Pr*) in der oben beim J. Richardschen Wasserschöpfer (Fig. 9) beschriebenen Weise. Das Freigeben des Thermometers erfolgt, nachdem man das Instrument durch eine 10—15 m mächtige Wasserschicht aufwärts gewunden und die Propellerschraube dadurch in Tätigkeit gesetzt hat. Die Teilung nach Graden ist auch gleich für diese Stellung und für den abgerissenen Quecksilberfaden berechnet und angebracht.

Bei einem zweiten Modell von Negretti und Zambra sowie beim Umkehrthermometer von Luksch (Fig. 24) wird die Umdrehung nicht durch einen Propeller sondern durch ein Laufgewicht bewirkt, und außerdem ist, um das Thermometer vor Verletzungen beim Aufholen zu schützen, die Drehungsachse vom unteren Ende des Rahmens nach der Mitte desselben verlegt.

Digitized by Google

Das Schlaggewicht (*S*) fällt nicht direkt auf den Rahmen, sondern auf eine seitlich angebrachte Feder. Durch das heftige Umkippen ergeben sich mitunter Fehler, indem Teile des sehr dünnen Quecksilberfadens in das Bassin zurückgeschleudert werden. Um diesem Fehler zu begegnen, hat der Mechaniker Richter an dem Kippthermometer von Negretti und Zambra eine Bremse angebracht: eine durch Hebel verbundene Zylinderpumpe, welche beim Umkippen das Wasser mit ihrem Kolben langsam aus dem Zylinder austreibt (Fig. 23, *P*).

Zu einem sehr einfachen Instrumente mußte Lorenz gelegentlich der Untersuchung des Hallstättersees seine Zuflucht nehmen: Ein Selterwasserkrug wurde mit Wasser gefüllt, verkorkt und durch den gebohrten Kork wurde ein kurzes, träge gemachtes Thermometer eingeführt, dessen Skala vom Striche + 3° an oben hervorragte.

Die Akkomodationszeit für das Wasser bzw. das Thermometer im Kruge, d. h. die Zeit, der es bedurfte, bis das Wasser im Kruge die Temperatur des Wassers annahm, in das der Krug gesenkt worden war, betrug nun allerdings zirka 3 Stunden, doch findet Lorenz dieses billige Verfahren, zu dem man in Notfällen immer wird greifen müssen, ebenso sicher wie die Beobachtungen mit Kippthermometer.

Fig. 24. Umkehrthermometer nach Luksch. (N. Luksch.)
S Schlaggewicht.

Mittels wärmeisolierender Wasserschöpfer, die im Prinzip aus mehrfach ineinandergeschalteten Hartgummi-Zylindern bestehen, bestimmten Ekman, Pettersson, Nansen und Drygalski Temperaturen bis etwa 800 m Tiefe; doch dürfen dieselben um nicht mehr als 15° verschieden sein und das Aufholen muß genug rasch geschehen können.

Für die Messung von Tiefseetemperaturen auf elektrischem Wege liegen noch keine exakt arbeitenden Apparate vor.

Wenn man in bestimmten Abständen vollständige Reihentemperaturen mißt, werden von Krümmel folgende Tiefen empfohlen:

0, 5, 10, 15, 20, 30, 40, 50, 75, 100, 150, 200, 250, 300, 400, 500, 750, 1000, 1500, 2000, 2500 usf.

B. Ergebnisse.

Nach Forel lassen sich die Seen bezüglich ihrer Temperaturen in folgender Weise einteilen: wir unterscheiden

1. tropische Seen, d. s. solche Seen, die jahraus, jahrein direkte

Digitized by Google

oder normale Wärmeschichtung zeigen, d. h. es finden sich warme, daher leichtere Wasserschichten oben, kalte am Seegrunde. Im Winter frieren die Seen dieser Gruppe nie zu und ihre Temperatur sinkt nicht unter 4°;

2. polare Seen nennen wir solche, deren Wassermasse sich das ganze Jahr in verkehrter Schichtung oder indirekter Stratifikation befindet;

3. temperierte Seen oder Seen vom gemäßigten Typus endlich sind solche, die abwechselnd direkte und indirekte Schichtung zeigen, deren Oberflächentemperatur ein Maximum von mehr als 4° und ein Minimum von weniger als 4° aufweist, deren Tiefentemperatur (bei genügender Tiefe) 4° beträgt. Ein solch temperierter oder gemäßigter See befindet sich somit abwechselnd im Zustande eines polaren und eines tropischen Sees.

In diese Gruppe gehört die Mehrzahl der zentraleuropäischen Seen.

Es ist selbstverständlich, daß die Temperatur des Wassers in erster Linie von der der Atmosphäre abhängig ist.

Neben verschiedentemperierten Zuflüssen (ober- oder unterirdischen) ist die Zeitdauer der Beschattung bei Bergseen eine nicht zu unterschätzende Ursache der gleichzeitlichen örtlichen Differenzen der Oberflächentemperaturen eines und desselben Sees und kann Verschiedenheiten in der Planktonverteilung bedingen. So suchen sich z. B. nach den Untersuchungen von R. Monti die Plankton-Entomostraken des Panelattesees durch horizontale Wanderungen dem direkten Sonnenlichte zu entziehen: sie suchen schattige und kühle Seeabschnitte auf.

Wenn sich auch die Wassertemperatur in allen Schichten annähernd wie die Lufttemperatur bewegt, so sind doch die entsprechenden Beträge im Wasser viel niedriger[1]), sie werden mit zunehmender Tiefe kleiner, um bei Tiefen von 80—100 m beinahe ganz zu verschwinden (Fig. 25). Ferner verspäten sich Zu- und Abnahme der Wassertemperatur, also auch die Maxima und Minima, gegenüber denen der Luft desto mehr, je tiefer die Wasserschicht ist. Am engsten ist der Anschluß der Wasseroberflächen an die Lufttemperatur in der kälteren Jahreszeit.

1) Wo es sich nur um ungefähre Feststellung der Temperaturverhältnisse von stehenden Gewässern handelt, empfiehlt Burckhardt die Messungen der Oberflächentemperatur nicht wirklich an der Oberfläche, sondern in von den unterschiedlichen Zufälligkeiten (Bewölkung, Insolation, Niederschläge, Wind und Wellen) weniger abhängigen Tiefen von ½—1 m vorzunehmen. Weiter ist es oft erwünscht, die Temperaturunterschiede am Ufer und in der Seenmitte („pelagische Temperatur") festzustellen.

Digitized by Google

Ähnlich wie beim Chemismus des Wassers können wir auch beim Studium der Temperatur neben jährlichen Oszillationen (s. Fig. 25) auch tägliche Temperaturschwankungen beobachten.

Im allgemeinen nimmt die Temperatur von den frühen Morgenstunden an bis zu den ersten Nachmittagsstunden zu, bleibt dann bis zum Abend konstant und sinkt gegen den Morgen wieder.

Während des größten Teiles des Jahres und zwar im Sommer ist in unseren Seen die Temperatur an der Oberfläche am höchsten und nimmt nach der Tiefe zu ab: der See befindet sich im Stadium der Sommerstagnation, und wir sprechen dann von einer „rechten Schichtung“ oder „direkten Stratifikation“.

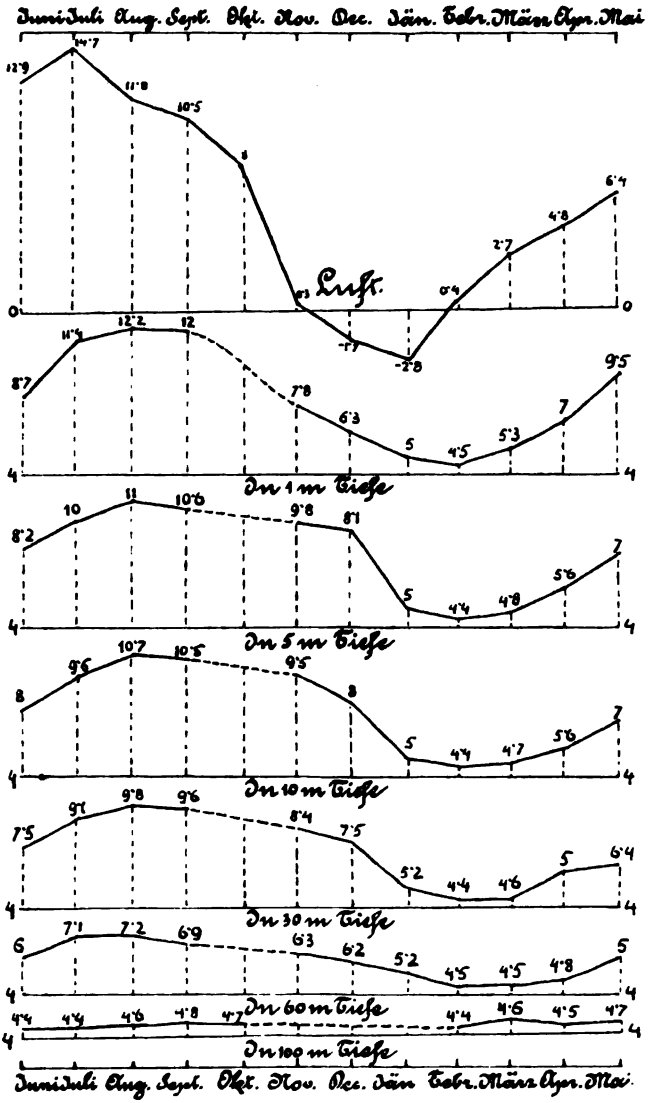


Fig. 25. Temperaturkurven des Hallstätter Sees. (Nach Lorenz.)

Rein theoretisch betrachtet müßte das Wasser am Grunde größerer

Digitized by Google

Seen eine Temperatur von 4° C aufweisen, weil bei dieser Temperatur das Wasser die größte Schwere besitzt und demnach sowohl wärmere wie kältere Wassermassen, die leichter sind, darüber lagern müßten. Tatsächlich geht aber die Temperatur in der Tiefe der Seen nur dann auf 4° C herab, wenn auch die Oberfläche im Winter sich auf mindestens 4° C abkühlt. Ist dies, wie z. B. in den Tropen, nicht der Fall, so bewirken vertikale Strömungen einen Temperaturausgleich, der es auch in größerer Tiefe nicht zu einer Temperatur von + 4° C kommen läßt. Auffallend hoch ist die Temperatur des Plöner Sees, und Ule erklärt dieses abweichende Verhalten durch Speisung des Sees aus dem Grundwasser, das 9° Wärme besitzt. Ohne diese Wärmezufuhr würde auch im Plöner See in zirka 50 m Tiefe statt der gefundenen Temperatur von (im Maximum) 8,2° nur eine Temperatur von etwa 4,4° zu konstatieren sein, wie sie z. B. Grissinger im Weißen See in Kärnten beobachtet hat.

Im Winter finden wir die Temperatur an der Oberfläche, wo es sogar zur Eisbildung kommt, am niedrigsten, nach unten zu nimmt die Temperatur dann zu, bis sie wiederum die Temperatur der größten Dichte, d. h. + 4° C erreicht hat; wir beobachten also während der Winterstagnation eine „verkehrte Schichtung" oder „indirekte Stratifikation".

Es muß demnach zweimal im Jahre, im Frühling und im Herbst, ein Zeitpunkt eintreten, in dem das Wasser des ganzen Beckens von der Oberfläche bis zur Tiefe die gleiche Temperatur von zirka 4° besitzt, worauf dann jedesmal eine Umkehr der bisherigen Schichtung eintreten muß. Die Aufhebung der jeweiligen Schichtung infolge von Konvektionsströmungen wird Zirkulation genannt, und wir sprechen füglich von einer Frühlings- und einer Herbstzirkulation, für die die Homothermie, d. i. die thermische Ausgleichung der ganzen Wasserschicht charakteristisch ist.

Wir können die im vorstehenden besprochenen Vorgänge des Wärmeausgleiches beim kalten (0—4°) und beim warmen (> 4°) Wasser in folgendem von Forel gegebenen Schema zusammenfassen:

	Schichtungstypus	Vorgang		Resultat des Vorganges
Warmes Wasser	Direkte Schichtung	Erwärmung	→	Schichtung
		Abkühlung	→	Aufhebung der Schichtung
Kaltes Wasser	Verkehrte Schichtung	Erwärmung	→	Aufhebung der Schichtung
		Abkühlung	→	Schichtung.

Für die periodische jährliche Temperaturschwankung eines Sees, dessen Wassermasse durch die sommerliche Erwärmung bis auf den Grund beeinflußt wird, hat Pfenniger ein Schema (s. Fig. 26) auf-

Digitized by Google

gestellt, das die thermisch verschiedenen Perioden sehr gut charakterisiert; er unterscheidet:

I. Periode der Erwärmung von 4° zum Jahresmaximum (direkte Stratifikation: Sommerstagnation).

II. Periode der Abkühlung vom Jahresmaximum bis zur Temperatur des Grundes (Sommerteilzirkulation).

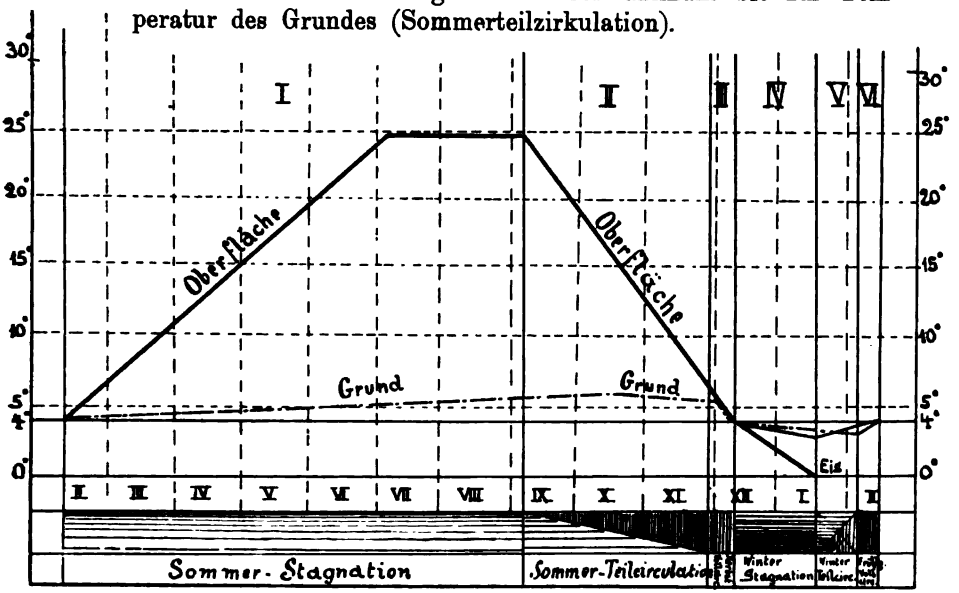


Fig. 26. Schema des Verlaufes eines thermischen Seejahres. (Nach Pfenniger aus Huber.)

Beginn mit 4° Oberflächen- und Grundtemperatur (Homothermie); hierauf Sommerstagnation; längste Periode, direkte Schichtung (Periode I). Dann Abkühlung der Oberfläche zur Temperatur des Grundes, ca. 5,5°, Sommerteilzirkulation (Periode II). Folgt als III. Periode Rückkehr der Temperatur der ganzen Wassermasse zur Temperatur von 4°: Herbstvollzirkulation (Homothermie, Anfang Dezember). — Hierauf Periode IV: Bildung der umgekehrten Schichtung durch Oberflächenabkühlung von 4° an auf das Jahresminimum, ca. 2—3°, bzw. Eisbildung; am Grund 3,5°: Winterstagnation. — Die umgekehrte Schichtung wird aufgehoben (ca. Mitte Januar) infolge beginnender Erwärmung von der Oberfläche (2—3°) her, Winterteilzirkulation; Herstellung der Temperatur des Grundes 3,5° (Periode V). — Infolge einer Vollzirkulation (Frühlings-) steigt in Periode VI die Temperatur der ganzen Wassermasse von 3,5° auf 4°, Homothermie, d. h. Schluß des thermischen Seejahres.

III. Periode der Abkühlung von der erreichten Grundtemperatur bis auf 4° (Herbstvollzirkulation).

IV. Periode der Abkühlung von 4° auf das Jahresminimum (Winterstagnation).

V. Periode der Erwärmung vom Jahresminimum auf die Temperatur des Grundes (Winterteilzirkulation).

VI. Periode der Erwärmung von der Grundtemperatur auf 4° (Frühlingsvollzirkulation).

Digitized by Google

Von diesen 6 Perioden eines thermischen Seejahres kommen die ersten 3 stets vor, die letzten 3 können mitunter auch fehlen.

Eine höchst auffällige und eigentümliche Erscheinung in den Seen mit direkter Stratifikation ist das Auftreten einer sog. Sprungschicht oder Thermokline, auf die zuerst Richter (gleichzeitig mit Hergesell und Langenbeck) aufmerksam machte. Richter fand nämlich bei seinen Untersuchungen des Wörthersees, daß die Temperatur in vertikaler Richtung im Sommer nicht durchaus gleichmäßig abnimmt, sondern nur bis zu einer bestimmten Tiefe, von da ab aber einen merklichen Sprung macht, so daß sie in der darunter liegenden Wasserschicht sofort erheblich niedriger ist. Wir können also als Sprungschicht diejenige Wasserschicht bezeichnen, innerhalb welcher das Temperaturintervall unvermittelt einen auffallend großen Betrag annimmt, während die Temperaturintervalle sowohl in den darüber als in den darunter liegenden Schichten stets viel geringer sind.

Die nachstehende, der Arbeit von G. Huber über die Montigglerseen entnommene Tabelle, in welcher die aufeinanderfolgenden Temperaturintervalle zusammengestellt sind, mag diese thermische Eigentümlichkeit zur Anschauung bringen.

Differenz	III	IV	V	VI		VII		VIII	IX		X	
				1	27	7	29	14	4	24	8	28
0 m	0,5°	1,5°	0,7°	2,2°	0,2°	0,9°	1,4°	0,2°	3,2°	0, 0,7°	0,0°	2,7°
2 m	0,4	4,5	0,3	3,6	2,8	2,9	0,6	0,2	0,4	1,1—0,5	0,1	0,2
4 m	2,6	3,5	4,1	5,8	6,6	9,1	9,5	5,7	5,7	— 0,4, 0,5	0,3	0,1
6 m	1,5	2,1	2,3	3,3	5,1	5,1	4,5	6,6	6,4	2,5	3,2	0,1
8 m	0,2	0,1	1,0	1,0	0,8	1,4	2,0	2,0	2,0	8,5	4,4	4,2
10 m	0,3	0,0	0,6	0,4	0,5	0,2	0,6	0,5	1,2	0,3	0,5	0,8
12 m												

Die Sprungschicht tritt demnach in diesem See im März in einer Tiefe von 4—6 m auf, im April ist sie von 2—6 m zu konstatieren (abnorme Witterungsverhältnisse während des Beobachtungsjahres 1902), vom Mai bis Anfang September in 4—8 m, Ende September bis Ende Oktober in 8—10 m. Ende November ist sie verschwunden.

Mit dem geringen Intervall von 2,6° beginnt der Temperatursprung; das Intervall wird größer und erreicht Ende Juli in der Schicht von 4,6 m den Maximalwert von 9,5 (auf 2 m Niveauunterschied). Von März bis Juli ist es die Schicht von 4—6 m, wo die Temperatur

Digitized by Google

auffallend schnell sinkt; die Schicht von 6—8 m zeigt gleichzeitig ebenfalls einen Temperatursprung, der aber in diesen Monaten schwächer ist als der erstere. Man könnte diese tiefere Schicht als sekundäre Sprungschicht bezeichnen; es ist, als ob in dieser Schicht die eigentliche große Sprungschicht gleichsam „austöne". Vom Juli an ändern sich aber diese Verhältnisse; August und September zeigen nämlich, daß das Temperaturintervall nicht mehr wie bisher in der 4—6 m-Schicht größer ist, sondern nur in der (früher sekundären) 6—8 m-Schicht; diese ist nun zur Hauptschicht geworden. Von Ende September an treffen wir diese noch tiefer, in 8—10 m, mit dem Intervall von 8,5°, und ebendort im Oktober, mit dem Intervall von ca. 4°.

Wir ersehen also aus diesem Beispiel, daß mit fortschreitender Jahreszeit die Sprungschicht in jeweils größerer Tiefe anzutreffen ist, und daß der Temperatursprung in der wärmsten Periode den größten Betrag annimmt.

Die Lage der Sprungschicht ist aber auch in den verschiedenen Seen eine verschiedene. In dem eben besprochenen Montigglersee bewegt sie sich zwischen 4 und 10 m, im Bodensee zwischen 10 und 20 m, im Weißen See (in den Vogesen) zwischen 17 und 53 m, im Gardasee zwischen 10 und 30 m. In den Flußseen tritt die Sprungschicht überhaupt weniger stark hervor.

Richter erklärt dies eigenartige Phänomen in folgender Weise: „Denken wir uns am Ende eines warmen Junitages die Seentemperatur so geschichtet, daß die Oberfläche 20° warm ist, beim ersten Meter 19°, beim zweiten 18°, beim dritten 17° herrscht usf. Es tritt nun die nächtliche Abkühlung ein, und nach vorliegenden Erfahrungen kann sich da die Oberfläche um 2° oder 3° abkühlen. Sowie nun die Oberflächenschicht abgekühlt ist, sinkt sie sofort unter und zwar bis dahin, wo sie ein Wasser von gleicher Temperatur und Dichte vorfindet. Es wird also eine Zirkulation eingeleitet, welche bis zu jener Schicht nach abwärts greift, welche die gleiche Temperatur mit der nächtlich abgekühlten Oberflächenschicht besitzt. Wird also in unserem Beispiel die Oberfläche bis 17° abgekühlt, so wird die Zirkulation bis zum dritten Meter hinabgreifen. Zwischen der Oberfläche und diesem dritten Meter befindet sich aber Wasser von 19° und 20°. Es wird nun alles dieses Wasser durcheinander gemengt und wird eine gewisse Mitteltemperatur annehmen, und am Morgen wird das Resultat sein, daß die obersten 3 m eine gleichmäßige Temperatur von etwa 18° haben werden, auf welche dann unmittelbar eine Schicht von 16° folgt. So ist der erste grelle Übergang ge-

Digitized by Google

schaffen, und der täglich wiederholte Vorgang verstärkt die Mächtigkeit der warmen Schicht und die Schärfe des Kontrastes."

Garbini bringt auf Grund seiner Untersuchungen am Gardasee das Auftreten der Sprungschicht in Zusammenhang mit dem verschieden tiefen Eindringen der dunklen und leuchtenden kalorischen Strahlen.

Schon Forel unterschied in tiefen Seen drei Temperaturschichten:

1. Die Oberflächenschicht (bis zu etwa 10 m Tiefe), die den täglichen Temperaturschwankungen unterworfen ist.

2. Eine mittlere Zone (zwischen 10 und 200 m) ist nur noch den jährlichen Temperaturschwankungen ausgesetzt.

3. Die Tiefenzone endlich (von 200 m abwärts) zeichnet sich durch mehr oder minder unregelmäßige periodische Temperaturschwankungen aus.

Die konstante abyssale Temperatur beginnt im Gardasee zirka zwischen 175 und 250 m Tiefe. Die Grenzschicht der oberflächlichen Zone mit variabler und der Tiefenregion mit konstanter Temperatur ist überdies nicht für alle Seen gleich; sie liegt nach Garbini im

Lago di Como bei	150—200 m	Genfersee bei	180 m
Lago Maggiore „	150—200 m	Luganosee bei	150 m
Lago di Garda „	200 m	Lago di Orta bei	80 m

Die konstante Abyssaltemperatur ist im Gardasee am höchsten; sie beträgt im

Lago di Garda	7,8—7,7°	Lago di Orta	5,2°
Lago Maggiore	6 —5,7°	Genfersee	5,2°
Lago di Como	6,2—5,9°	Luzernersee	4,6°
Lago di Lugano	5,3°		

Wenn wir den Gardasee, dessen Oberflächentemperatur normalerweise nicht unter 6,25° C zu sinken scheint und der in historischer Zeit nur einmal (im Jahre 1709, zugleich mit dem Genfer-, Boden- und Zürichersee) zugefroren sein dürfte, als Beispiel eines tropischen Sees[1]) hinstellen, mögen im folgenden noch kurz die Temperaturverhältnisse hochalpiner Seen betrachtet werden, von denen wir nach der früher gegebenen Einteilung und im Anschluß an Zschokkes grund-

1) Sehr hohe Temperaturen finden wir natürlich in den äquatorialen Seen. So fand z. B. Fülleborn im Dezember im Nyassasee Oberflächentemperaturen von 27,6—29,7° C, in der Tiefe von 193 m noch 22,75° C. Die Abnahme der Temperatur in der Tiefe ist bis zu 50 m ziemlich regelmäßig (von 28,2—27,2); die nächsten 10 m erfolgt sie rasch (von 27,2—24,1), um dann sehr langsam und gleichmäßig abzufallen. Die Temperaturschwankungen im Verlaufe des Jahres sind jedenfalls nur unbedeutend.

Digitized by Google

legende Arbeiten die größeren und tieferen Seen zu den temperierten, die kalten Eisseen aber zu den polaren Seen zu rechnen haben werden.

Mit Ausnahme von seichten, sonnigen Weihern und Tümpeln bleiben die Wasserbecken der Hochalpen auch mitten im Sommer kalt. In größeren und tiefen, also temperierten Seen herrscht über Sommer (Juli bis September) meist eine Temperatur von 8—12° C, während die polaren Schmelzwasserseen in derselben Jahreszeit nur selten 7° C erreichen; sehr häufig bleibt ihre Temperatur bei 4—6° C stehen. So herrschen in thermischer Hinsicht in manchen Alpengewässern auch im Hochsommer winterliche Verhältnisse.

Es entspricht ferner die Oberflächentemperatur vieler Hochgebirgsseen auch im Sommer der Temperatur tieferer Schichten von großen Wasserbecken der Ebene. Der Zschokkeschen Arbeit entnehmen wir diesbezüglich folgende Zusammenstellung:

a) Mittlere Sommertemperaturen von Hochgebirgsseen (Oberfläche):

Lünersee	6,8—12,8° C	Gafiensee	7,5—10° C
Partnunersee	9—11,6° C	Todtalpsee	0,5—6° C
Tilisunasee	10—12,8° C		

b) Tiefentemperaturen von großen subalpinen Seen:

Genfersee:		Walensee:	
Tiefe: 40 m	7,1—8,0° C	Tiefe: 40 m	5,5—6,6° C
100 m	5,0—5,6° C	100 m	4,6° C
140 m	4,7—5,4° C	140 m	4,6° C
200 m	4,5—5,2° C		
300 m	4,5—5° C		

Eine ähnliche thermische Stellung nehmen nach J. Richard hochnordische Seen ein. Auf der Halbinsel Kola maß der Kolozero im August 15° C, der Imandra 12,2—13,8° C. Auf Island erreicht der tiefste, Thingvallavatn, im Maximum (Mitte August) 11° C, der Myvatn Ende Juli 12,5° C (Ostenfeld und Westenberg-Lund).

Dem Schweden Sven Ekman verdanken wir einige wertvolle Angaben über die Temperaturverhältnisse der nordschwedischen Hochgebirgsseen. Wir wählen als Beispiel den großen und tiefen Torne-Träsk der Birkenregion (von 350—700 m Höhe), der im Juli 1900 folgende Temperaturen aufwies:

Tiefe in m	0	5	10	20	30	40	50	60	70	85
Temp. in ° C	+3,1	+3,1	+3,1	+3,1	+3,1	+3,2	+3,2	+3,2	+3,3	+3,3

Man könnte ihn nach diesen Zahlen als typischen „polaren See" betrachten, allein im Juli des Jahres 1903 war doch das Oberflächenwasser auf +9° C erwärmt.

Digitized by Google

Selbst in der Grauweidenregion (von 700—1000 m Höhe) kann die Oberflächentemperatur der Seen, obgleich sie, wenn sie nicht auf flacher Ebene liegen, von Schmelzwässern den ganzen Sommer hindurch gespeist werden, bei sonnigem Wetter bis auf + 14 bis 15° C steigen, dürfte sich jedoch im allgemeinen auf + 10° C halten.

Erst in der Flechtenregion des nordschwedischen Hochgebirges (von 1000—3500 m) treffen wir Seen von rein polarem Charakter. „Zwischen großen Feldern von ewigem Schnee eingebettet und mit einer kaum schmelzenden Eisdecke belegt, dürften diese Gewässer ihr Wasser auf + 4° C nicht erwärmen können.“ Doch selbst in dieser Region können die unteren kleinen und seichten Seen im August eine verhältnismäßig hohe Temperatur (bis zu + 12° C) erreichen.

Eine der bekanntesten und zugleich für die Biologie des Planktons sehr wichtige Erscheinung polarer Seen ist der oft vielmonatliche Abschluß des Wassers durch eine Eisschicht; schon bei 1800 m beträgt der Eisabschluß der Alpenseen meistens 6 Monate und darüber. „Seine Dauer steigert sich im allgemeinen mit der Höhe der Wasserbecken; doch steht sie außerdem unter einer Reihe anderer, lokaler Einflüsse. Hier müssen wohl in erster Linie maßgebend sein die mehr oder weniger sonnige Lage des Sees, die Wassermenge und die Wasserfläche, die Art der Speisung mit Quell- oder Bachwasser oder mit Schmelz- und Gletscherwasser, die größere oder geringere Anhäufung von Schneemassen auf der gefrorenen Seefläche. Alle Faktoren, die die Temperatur des Hochalpensees regeln, werden auch für die Dauer seines Eisabschlusses entscheidend sein. Am ungünstigsten stellen sich wieder hochgelegene, kleine, schattige Eis- und Schmelzwasserseen. Sie bleiben oft jahrelang geschlossen. Auch von langsamschmelzenden Schneemassen umgebene, bedeckte und gespiesene, größere Wasserbecken öffnen sich sehr spät.“ (Zschokke.) Doch variiert die Dauer des Eisabschlusses sowohl örtlich wie auch zeitlich je nach den meteorologischen Verhältnissen in weiten Grenzen.

Zschokke gibt darüber folgende Daten:

		Dauer des Abschlusses
Oberer Arosasee .	1740 m Höhe	150—160 Tage
Silsersee	1796 m „	124—193 „
Partnunsee . . .	1874 m „	190—200 „
Lünersee	1943 m „	180—190 „
Tilisunasee . . .	2102 m „	220—240 „
Garschinasee . .	2189 m „	220—240 „
Todtalpsee . . .	2340 m „	280—300 „
St. Bernhardtsee .	2445 m „	211—330 „

Digitized by Google

Der vorhin genannte isländische Myvatn ist durch 213 Tage eisbedeckt, während die beiden Forscher Ostenfeld und Wesenberg-Lund den tiefen Thingvalavatn das ganze Jahr über offen fanden.

Nach Ekman beträgt die Dauer des Eisabschlusses bei den Seen der Birkenregion des nordschwedischen Hochlandes 261 Tage (Vassijaure), bei denen der Grauweidenregion ca. 260—300 Tage und darüber, bei den Seen der Flechtenregion endlich, die „ebenso arktische Lebensbedingungen darbieten wie die von Greely untersuchten Seen auf Grinell-Land bei 82° nördl. Br.", umfaßt der Eisabschluß im besten Falle ca. 320 Tage und währt in nicht wenigen Seen das ganze Jahr über.

Die Dicke des Eises übersteigt in den Alpen nach Imhofs Erfahrung, auf die sich Zschokke beruft, nirgends 80 cm, nach Ekman kann sie aber in den nordschwedischen Hochalpenseen bis gegen 2 m Dicke anwachsen.

Zugleich mit der Verlängerung der eisfreien Zeit in den temperierten Seen nimmt auch die Mächtigkeit der Eisdecke ab, und in den tropischen Seen endlich gehört, wie wir früher bereits erwähnten, ein Zufrieren zu den Seltenheiten.

Es ist sicher, daß die Thermik des Wassers für das Planktonleben des süßen Wassers von höchster Bedeutung ist, wenn auch natürlich nicht alle Planktonten durch diesen Faktor in gleicher Weise beeinflußt werden; ja wir kennen nicht wenige Formen, die für Temperaturänderungen in hohem Grade unempfindlich zu sein scheinen; wir nennen sie eurytherm und stellen ihnen die stenothermen Planktonten gegenüber, die teils für wärmeres, teils für kälteres Wasser abgestimmt und damit auch den speziellen Temperaturverhältnissen angepaßt erscheinen. Das Studium des Verhaltens der Planktonten gegenüber den verschiedenen thermischen Reizen ist eine der wichtigsten und lohnendsten Aufgaben der experimentellen Planktonforschung, und wir wollen diese Erscheinungen später, gelegentlich der Besprechung der Tropismen, im Zusammenhange behandeln (Kap. V, 3).

An dieser Stelle mag nur kurz darauf hingewiesen werden, daß die Temperaturverhältnisse ein wesentlicher Faktor bei der geographischen Verbreitung des Planktons sind, daß sie quantitativ die Planktonproduktivität beeinflussen und auch bei den jährlichen und täglichen Wanderungen unzweifelhaft eine große Rolle spielen. Die Temperaturverhältnisse machen sich auch in der Art der Vermehrung der Planktonten insofern bemerkbar, als tiefe Temperaturen vielfach das Auftreten von Dauereiern begünstigen, und wie andere „ungünstige Faktoren" damit das Erscheinen von Männchen bei einigen Zooplanktonten veranlassen.

Digitized by Google

Glaziale Relikte und Kaltwasserformen, wie gewisse *Limnocalanus*- und *Mysis*-Arten, schreiten im Herbst zur Fortpflanzung, wenn die Temperatur bis zu einem bestimmten, ihnen zusagenden Grade (etwa 7°) gefallen ist. Auch die obere Temperaturgrenze ist für beide Formen dieselbe, nämlich 14°, während für die Warmwasserform *Eurytemora velox* die untere Temperaturgrenze bei etwa 8° liegen dürfte (Ekman).

Von der Höhe der Temperatur scheint es auch weiters abzuhängen, welche der Planktonalgen in diesem oder jenem See die als „Wasserblüte" bekannte Erscheinung hervorruft.

Die „zyklische Variation" der Planktonten (s. Kap. IV, 3) hat man geradezu als „Temperaturvariation" aufgefaßt.

Auf den Zusammenhang zwischen den vorerwähnten Zirkulationsströmungen des Wassers und gewissen Planktonvorkommnissen werden wir noch später zurückkommen. Nur ein Beispiel mag hier Platz finden. Bachmann macht darauf aufmerksam, daß in dem ganzen Seengürtel, der sich vom Genfersee nordwärts der Alpen bis zum Bodensee hinzieht, besonders reichlich die Cyclotellen entwickelt sind. Die südalpinen Randseen und die Schweizer Gebirgsseen sowie die schottischen Seen dagegen beherbergen die erwähnten Diatomeen nur in geringen Mengen. „An all diesen Seen sind die Zirkulationsströmungen des Wassers viel geringer als in den erwähnten Cyclotellenseen. Und so kann dies die Ursache der üppigen Cyclotellenentwicklung darstellen."

Daß das Entstehen der Eisdecke auf das Planktonleben nicht ohne Einfluß ist, wurde schon früher angedeutet, denn es bedeutet für das Plankton einen oft lange andauernden, mehr oder weniger vollständigen Abschluß von Luft und Licht und schafft somit ungünstige Lebensbedingungen, hauptsächlich wohl deshalb, weil unter der mächtigen Eisdecke die Assimilation der grünen Phytoplanktonten nur unzureichend erfolgen kann oder aber ganz ausbleibt. Das „Aussticken" der Karpfenteiche im Winter ist eine den Fischern bekannte Erscheinung.

Allerdings verhindert die abschließende Eisdecke auch zu rasche und weitgehende Abkühlung der ganzen Wassermasse, so wie eine dicke Schneehülle[1]) den darunter liegenden Erdboden vor allzu starkem

1) Es soll an dieser Stelle nicht unerwähnt bleiben, daß das Vorhandensein einer speziellen Schneeflora Chodat geradezu zur Aufstellung des Terminus „Cryoplankton" veranlaßte. Die Volvocine *Sphaerella nivalis*, ferner *Raphidium nivale*, die Desmidiacee *Ancylonema nordenskiöldi*, ein *Cosmarium* und die Zoosporen von *Cystococcus* (*Pleurococcus*) *vulgaris* mögen als die wichtigsten Vertreter dieser eigenartigen, nivalen Flora genannt sein. U. a. hat Istvánffi die Schneeflora des Balaton festgestellt.

Digitized by Google

Wärmeverlust schützt. Eine eigentümliche Erscheinung ist das allmähliche, von der Luftwärme und der Besonnung unabhängige Steigen der Temperatur unter der Eisdecke, das wohl in der Einwirkung der Erdwärme auf das Wasser seinen Grund hat.

Daß überdies auch unter einer dicken Eisdecke noch eine ziemlich reiche Planktonfauna zu existieren vermag, beweisen u. a. die Untersuchungen Levanders über die Winterfauna finnischer Gewässer und die von E. Wolf über die Fortpflanzungsverhältnisse württembergischer Copepoden. „Verschiedene Beobachtungen haben mir gezeigt, daß z. B. bei einer Eisdecke von 20—25 cm Mächtigkeit auf dem Grunde eines ca. 2—3 m tiefen Gewässers auf einmal das organische Leben erwacht. Diatomeen tauchen in ungeahnter Zahl auf, Dauereier, die bisher geruht, entlassen ihre Nauplien, selbst Fische erscheinen."

Interessant sind weiters die Beziehungen, die Wesenberg-Lund zwischen dem Eisabschluß und der Entwicklung gewisser Planktondiatomeen, *Asterionella* und *Melosira*, aufgedeckt hat. Für die erste wirkt das Zufrieren des Wassers wie eine Art Reiz zu maximaler Entwicklung, während ebendadurch die Entwicklung der *Melosira* zurückgehalten oder zum Stillstand gebracht werden kann. Friert ein See einmal ausnahmsweise nicht zu, so entwickelt *Melosira* ein bedeutendes Maximum, *Asterionella* nur ein weit geringeres.

Von wesentlichem Einfluß auf die Planktonverteilung kann schließlich auch die Sprungschicht werden. So gehen z. B. im Lake Mendota (U. S. A.) nach E. A. Birge die Planktoncrustaceen im allgemeinen bis in die thermokline Schicht, um dort, oft sehr abrupt, das Ende ihrer vertikalen Verteilung zu finden, und C. D. Marsh findet, daß beispielsweise *Daphnia pulex var. pulicaria* in den Clover Leaf-Seen unterhalb der Thermokline vorkommt, während ihr Vorkommen in den Seen ohne Sprungschicht nicht von einer derselben entsprechenden Wasserschicht abhängig ist.

Die Sprungschicht veranlaßt auch eine Fallverzögerung des „Leichenregens" und damit darf ihr auch eine Bedeutung für die Ansammlung spezifisch schwererer Nährlösungen zugeschrieben werden, wie das früher (Kap. II, 2, S. 25) angeführte Beispiel aus dem Fursee zeigt. Wenn nämlich die absinkenden Kieselpanzer der Diatomeen in der Sprungschicht wegen der größeren Wasserdichte einen Aufenthalt erleiden und damit länger der lösenden Wirkung ein und derselben Wasserschicht ausgesetzt bleiben, wird diese Schicht größere Mengen der Kieselsäure aufnehmen müssen.

Ähnlich wie im Süßwasser sind die Temperaturverhältnisse im

Digitized by Google

Meere, nur treten uns hier die thermischen Erscheinungen wegen der großen, zu einem Ganzen vereinigten Wassermassen sowie wegen der fehlenden Höhenunterschiede mehr als eine geschlossene Einheit vor Augen. Der Lebensbezirk des Süßwassers schließt sich eben in topographischer Beziehung viel enger an den terrestrialen an, für den sehr bedeutende Temperaturschwankungen charakteristisch sind, die auch auf die in ihm liegenden Süßwasseransammlungen nicht ohne Einfluß sein können.

Als Mitteltemperatur ergeben sich für den Atlantik 20,7° C, für den Pazifik 20,3, für den Indik 23,8° C. In den Polarmeeren schwankt die Temperatur zwischen 0 bis —2° C, in den Äquatorialgegenden der Ozeane gelten 27° C als Durchschnittswärme; die Temperatur steigt im Indik bis auf 28°, im Roten Meer gar bis auf 34,4° C. Dabei sind die jährlichen Temperaturschwankungen in höheren Breiten größer als in den Äquatorialgegenden; sie betragen z. B. im Nordatlantik 7,2° und im äquatorialen Teil nur 2,4° C. In den polaren Gegenden hinwiederum (z. B. Spitzbergen) ist die größtmögliche Schwankung nur 6,2° C.

Wir sehen demnach, daß in den äquatorialen Teilen der Ozeane eine fast gleichmäßige Temperatur herrscht, die nur geringen Schwankungen unterworfen ist, daß diese Schwankungen mit der Breite zunehmen, irgendwo in gemäßigten Breiten ihr Maximum erreichen, um dann wieder in den höchsten Breiten, den Polargegenden, auf ein geringeres Maß zu sinken. Nach Ortmann läßt sich dieser für die geographische Verbreitung des Pelagials sehr wichtige Satz aus den Insolationsverhältnissen und aus den physikalischen Eigenschaften des Wassers, sich nur bis zu einem bestimmten Punkte abkühlen zu können, ohne zu gefrieren, theoretisch ableiten. In den äquatorialen Gegenden der Erde wird nämlich durch die im Laufe des Jahres sich nur wenig ändernde Insolation das Wasser der Meeresoberfläche auf einer gleichmäßigen Höhe der Temperatur erhalten, weiter nach den Polen zu machen sich die Unterschiede der Jahreszeiten, stärkere Erwärmung im Sommer und stärkere Abkühlung im Winter, bemerkbar. Die Differenz zwischen diesen Extremen erreicht in der nördlichen und südlichen gemäßigten Zone ihren höchsten Wert, und von da ab wird in noch höheren Breiten das Minimum der Wassertemperatur dasselbe bleiben, d. h. sich nahe dem Gefrierpunkt halten, während das Maximum, die durch die sommerliche Erwärmung verursachte Temperaturerhöhung, geringer wird. Die Differenz zwischen Maximum und Minimum, die Amplitude der Schwankung, wird also abnehmen.

Trotz der großen Gleichförmigkeit sind die Temperaturunterschiede

Digitized by Google

der einzelnen Ozeane und ihrer korrespondierenden Teile sehr merklich; so ist z. B. der Nordatlantik wärmer als der Nordpazifik, der Südatlantik aber kälter als der entsprechende südliche Teil des Stillen Ozeans. Strömungen und Verschiedenheiten in der Tiefe beeinflussen hier das Jahresmittel.

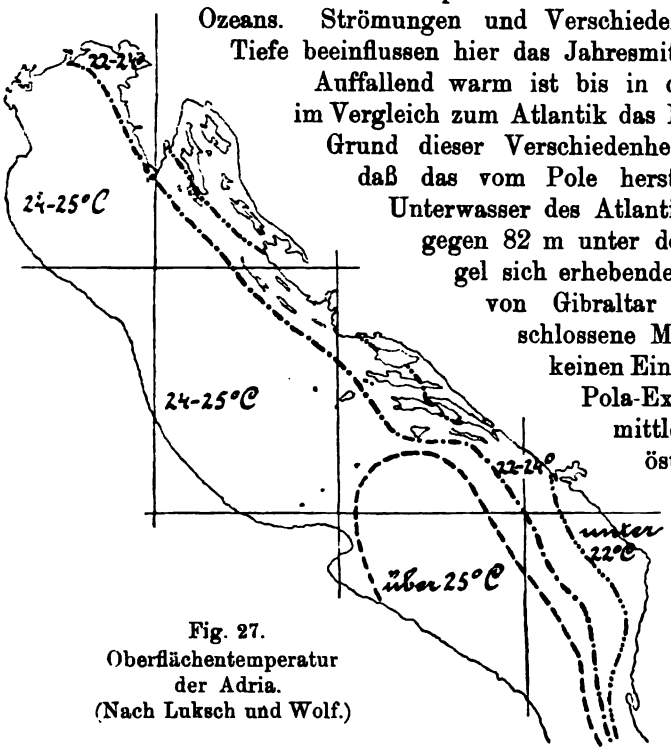


Fig. 27.
Oberflächentemperatur der Adria.
(Nach Luksch und Wolf.)

Auffallend warm ist bis in die Tiefe hinab im Vergleich zum Atlantik das Mittelmeer. Der Grund dieser Verschiedenheit liegt darin, daß das vom Pole herströmende kalte Unterwasser des Atlantik bei dem bis gegen 82 m unter dem Wasserspiegel sich erhebenden Höhenrücken von Gibraltar in das abgeschlossene Mittelmeerbecken keinen Eingang findet. Die Pola-Expedition fand im mittleren Teile des östlichen Mittelmeeres Temperaturen unter 24° C und an den Küsten über 26° C. In der Adria (Fig. 27) schwankt die Oberflächentemperatur im Sommer zwischen 22° im NO und 26° im SW. Nach meinen Untersuchungen im Golf von Triest beträgt das Jahresminimum der Oberflächentemperatur 5° C (20. II. 1901), das Maximum 25° (4. VIII. 1900). Im Neapler Golf schwankt die Oberflächentemperatur zwischen ca. 13° im Winter und 26° im Sommer.

Im Roten Meere treffen wir die höchsten Temperaturen im SO und O, die niedrigsten im NW und W; im Golf von Suez speziell finden wir an der Oberfläche:

Oktober	Januar	Februar	März	Mai	Juli
1895	1896	1896	1896	1896	1905
23,2° C	14,7° C	15,8° C	17,4° C	21,5° C	26,5° C

In den Warmmeeren nimmt die Temperatur nach der Tiefe zu konstant ab (direkte Schichtung). So fand die Valdivia-Expedition z. B. im Bereich des Guineastromes folgende Werte:

Digitized by Google

0 m . . . . 26,6° C	100 m . . . 14,5° C	800 m . . . 5,2° C
10 m . . . . 25,8° C	200 m . . . 12,3° C	1000 m . . . 4,8° C
20 m . . . . 25,7° C	600 m . . . 6,9° C	1500 m . . . 3,7° C
60 m . . . . 19,3° C		

Die Durchwärmung scheint indessen nicht überall gleichweit nach der Tiefe vorzuschreiten; nach den Untersuchungen der deutschen Plankton-Expedition erwies sich die Sargassosee als der am tiefsten hin durchwärmte Meeresteil.

In der gemäßigten Zone wird die direkte Beeinflussung der Wassertemperatur durch die Sonnenwärme kaum tiefer hinabreichen als 180 bis 200 m, im Mittelmeer vielleicht nur bis 100 m. Unterhalb dieser Tiefe verschwindet jeder Einfluß der Jahreszeiten auf die Wasserwärme.

Erstaunlich hoch ist, wie schon erwähnt, die Temperatur des Tiefenwassers im Mittelmeer. Chun hat nach den vom „Washington" im Juli und September ausgeführten Temperaturserien folgende Mittelwerte berechnet:

50 m . . . 18,4° C	200 m . . . 14,0° C	500 m . 13,9° C
100 m . . . 15,3° C	300 m . . . 13,8° C	1000 m . . 13,5° C
150 m . . . 14,1° C		

Wir ersehen daraus, daß die konstant wiederkehrende Tiefentemperatur von über 13° C der durchschnittlich niedersten Wintertemperatur des Oberflächenwassers entspricht.

Das Mittelmeer steht bezüglich seiner Thermik nicht vereinzelt da. Die Existenz einer ähnlichen „homothermen Schicht" von rund 900 m Tiefe abwärts wurde von der „Valdivia" auch in der Sumatrasee nachgewiesen. Hier betrug die Bodentemperatur immer 5,9° C, während sie im offenen Ozean sofort auf 4—3° sank. Es muß demnach die Sumatrasee gegen den offenen Indik in einer Tiefe von rund 900 m abgesperrt sein. Ähnliche Relief- und Temperaturverhältnisse treffen wir weiters auch in der Celebes- und Bandasee an. Im Roten Meer beträgt die Temperatur der homothermen Schicht von 700 m abwärts gar 21,5° C.

Diesen hohen Werten stellen wir einige Messungen der „Valdivia" aus der südatlantischen Tiefsee gegenüber; es wurden für eine Bodentiefe von rund 5000 m gefunden:

unter dem Äquator	+1,7° C
unter dem südlichen Wendekreis . . .	+1,0° C
zwischen Kap und Bouvetinseln	+0,4° C
zwischen 55° und 64° südl. Br.	−0,4° C

Digitized by Google

Diese im Verhältnis zur Abyssaltemperatur der tiefen Süßwasserseen niederen Werte erklären sich aus dem Umstande, daß das Seewasser seine größte Dichte nicht wie das Süßwasser bei + 4° C, sondern einige Grade unter dem Nullpunkt erreicht.

Wesentlich anders als in den Meeren der gemäßigten Zone und des Tropengürtels gestalten sich die Temperaturverhältnisse des Wassers in der Tiefe der Polarmeere. Zum Vergleiche geben wir im folgenden drei Temperaturreihen der „Valdivia", von denen die erste die Wärmeschichtung in der tropischen Zone, die zweite die in der südlich gemäßigten repräsentieren soll, während die dritte als antarktische, also polare Temperaturserie gelten kann.

Tiefe in m und Bodentiefe	Indik bei den Cocos-inseln ° C	Atlantik südlich von Capstadt ° C	Antarktik, an der Eiskante im Meridian von Enderby-Land ° C	Tiefe in m und Bodentiefe	Indik bei den Cocos-inseln ° C	Atlantik südlich von Capstadt ° C	Antarktik, an der Eiskante im Meridian von Enderby-Land ° C
0	27,4	15,6	— 1,0	250	—	13,4	—
10	—	—	— 1,1	300	13,2	—	+ 1,7
20	—	—	— 1,2	400	—	—	+ 1,6
40	—	—	— 1,2	500	9,2	9,5	—
50	27,1	—	— 1,4	600	—	—	+ 1,2
60	—	—	— 1,4	800	6,7	—	+ 1,5
80	—	—	— 1,7	1000	5,5	4,6	+ 1,6
100	25,1	14,6	— 1,1	1500	3,3	2,7	+ 1,6
110	—	—	— 0,5	2000	—	—	+ 0,6
120	—	—	— 0,3	2750	—	—	— 0,3
130	—	—	+ 0,6	**4170**	—	**0,7**	—
140	—	—	+ 0,8	**4600**	—	—	**— 0,5**
150	—	—	+ 0,8	**5834**	**1,3**	—	—
200	20,8	—	+ 1,4				

Wir bemerken zunächst, daß in den Polarmeeren bis in große Tiefen eine verkehrte Schichtung oder indirekte Stratifikation anzutreffen ist, daß das Oberflächenwasser bis zu einer Tiefe von 150 m Temperaturen unter 0° aufweist und daß dann erst Schichten folgen, in denen die Temperatur über 0° steigt. Zwischen 300 und 400 m liegt eine Schicht wärmsten Wassers. Von hier ab erst nimmt die Temperatur ungefähr gleichmäßig ab, um erst in 2000 m Tiefe wieder auf ungefähr 0° abzusinken.

Die Bodentemperatur beträgt etwa — 0,5° C.

Wir haben uns noch die Frage vorzulegen, ob auch im Meere jene eigenartige Erscheinung zu beobachten ist, die wir in unseren Süßwasserseen bereits kennen lernten: die Sprungschicht oder Thermokline. Da für ihre Entstehung im Meere ähnliche Be-

Digitized by Google

dingungen gegeben sind wie im Süßwasser, müßte sie sich auch in den Ozeanen auffinden lassen, und das ist tatsächlich der Fall. Das Vorkommen der Sprungschicht ist nach Schott nicht auf einen Ozean beschränkt, sondern ist in allen tropischen Meeren konstatiert, und es beläuft sich die Dicke der Schicht mit 2° überschreitenden Gradianten auf 25,50 oder höchstens 75 m. Die Schicht liegt stets zwischen 50 und 200 m Tiefe, wie aus der folgenden Zusammenstellung zu ersehen ist:

Mittellage der Sprungschicht im:

Atlantik	25—80 m
Indik	90—140 m
Pazifik	110—180 m

Für die Beherbergung von Dauersporengenerationen und Schwebsporen ist die Sprungschicht jedenfalls im Leben der ozeanischen Planktonten von großer Bedeutung. Wie im Süßwasser werden auch im Meere die absinkenden Formen wegen des Eintrittes in ein dichteres Medium hier offenbar einen längeren Aufenthalt erleiden. Dasselbe gilt von den zu Boden sinkenden Nährstofflösungen.

Schließlich mögen noch die für die polaren Meere so charakteristischen Eisberge hier kurz Erwähnung finden. Ihre Geburtsstätte sind die von dem Festlande der Arktis und Antarktis in die See vorwachsenden Gletscher. Der Unterschied zwischen dem spezifischen Gewicht des Seewassers und des Inlandeises führt dazu, daß das ungefähr horizontal dem Meer aufliegende Ende des Gletschers mit dem landwärts gelegenen Gletscherteil einen sehr stumpfen Winkel bildet, und der Auftrieb des Wassers dürfte eine der Ursachen sein, daß mit der Zeit das äußerste Ende des Gletschers abbricht („Kalben" genannt) und als tafelförmiger Eisberg den Strömungen überlassen fortschwimmt.

Genaue Berechnungen haben ergeben, daß die Eisberge zu etwa $^6/_7$ ihrer Höhe ins Wasser eintauchen, das ist etwa bis in 400 m Tiefe und nur mit $^1/_7$ über dasselbe vorragen. Die Höhe der Eisberge vom Wasserspiegel ab schwankt nach den Beobachtungen der „Valdivia" in der Antarktis zwischen 30 und 60 m.

Was wir über den Einfluß der Temperaturverhältnisse auf das Limnoplankton sagten, gilt natürlich ebenso für das Haliplankton; auch hier haben wir zunächst kosmopolitische eurytherme Planktonten und auf gewisse Temperaturgrade abgestimmte und daher nur beschränkt verbreitete stenotherme Planktonformen zu unterscheiden, die wir nach ökologischen Gesichtspunkten wieder in Kaltwasser- und

Digitized by Google

Warmwasserformen unterteilen können. Und wir werden dabei mit Ortmann nicht so sehr auf die Isokrymen (nach Dana Linien gleicher niederster Temperatur) zu achten haben, d. h. auf die jeweilige absolute Temperaturhöhe, die für die einzelnen Organismen ein Minimum der Existenzmöglichkeit darstellen, als vielmehr an die Amplitude zu denken haben, das ist die Größe der zeitlichen Temperaturschwankungen an den einzelnen Lokalitäten. Die einzelnen Planktonten richten sich zwar auch nach der absoluten Höhe der Temperatur, die durch das Jahresmittel angegeben wird, viel wichtiger aber ist es, ob an einer bestimmten Stelle bedeutende Schwankungen vorkommen oder nicht. Die stenothermen Tiere vermögen derartige bedeutende Schwankungen nicht zu ertragen, sie sind an eine mehr gleichmäßige Temperatur gebunden, während die eurythermen Tiere von oft bedeutendem Wechsel nicht affiziert werden.

In einzelnen Fällen konnten tatsächlich schon die Temperaturschwankungen, die Amplituden, angegeben werden, innerhalb deren dieser oder jener Planktont sich dauernd zu erhalten vermag. So können z. B. von den stenothermen Warmwassercopepoden der Gattung *Copilia* (Fig. 28) *C. mirabilis* nach Dahl nur in Wasser von 23—29° C, *C. mediterranea* und *quadrata* nur in solchem von 14—26° C gut gedeihen.

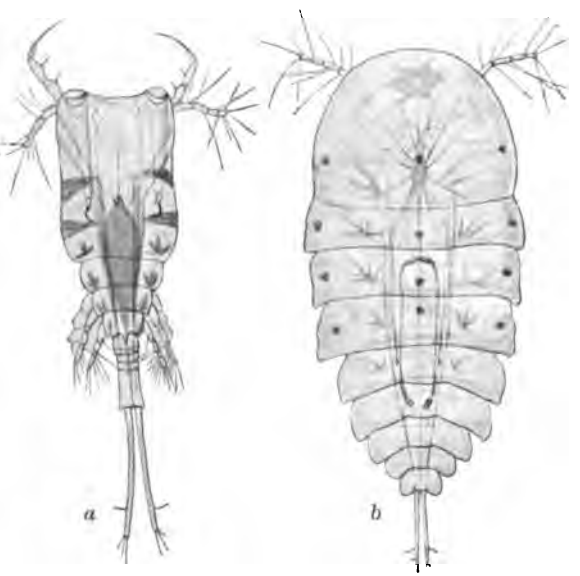


Fig. 28. *Copilia mediterranea* (*Claus*). (Original.) *a* ♀, *b* ♂.

Je weiter wir nach der Tiefe zu vorschreiten, desto geringer werden die Temperaturschwankungen, und wir dürfen daher nicht erwarten, daß klimatische Einflüsse das abyssale Plankton irgendwie beeinflussen. Charakteristisch für die Tiefsee ist das gleichmäßig kalte Wasser, und das abyssale Plankton wird sich daher größtenteils aus stenothermen Kaltwasserformen zusammensetzen.

Wir haben früher gesehen, daß die Temperaturverhältnisse der

Digitized by Google

Tiefsee denen der Polarmeere ähnlich sind, und wir dürfen daher auch in der Zusammensetzung des Planktons, das ja hier wie dort hauptsächlich aus Kaltwasserformen besteht, gewisse Übereinstimmungen erwarten. Finden wir doch auch beim Geobios Beziehungen zwischen den polaren Organismen und denen der Hochalpen, und auch das Limnoplankton hochalpiner Seen zeigt nach Zschokke u. a. A. vielfach hochnordischen Charakter.

Schon James Clark Roß war es 1841 aufgefallen, daß die marinen Polarformen gegen den Äquator zu immer mehr in tiefere Regionen absteigen, und Roß dachte auch schon daran, ob nicht vielleicht in dem kalten Tiefenwasser der Äquatorialregion ein Austausch zwischen den beiden polaren Faunen erfolgt.

Von dem gleichen Gedanken ausgehend suchte Chun die Beziehungen zwischen dem arktischen und antarktischen Plankton klarzustellen, und er glaubte auch einige wenige Planktonarten gefunden zu haben (*Sagitta* [*Krohnia*] *hamata* und *Diphyes arctica*), die anscheinend tatsächlich an den Polen das Oberflächenwasser und das kalte Tiefenwasser der dazwischen liegenden Meere bewohnen. Damit wäre auch der Weg bezeichnet, auf dem noch heute ein beständiger Austausch polarer Formen vor sich gehen könnte (s. Kap. VII, 1).

Wenn wir schließlich uns noch die Frage vorlegen, in welcher Weise die Eisberge der polaren Regionen das Plankton beeinflussen, so mag zunächst daran erinnert werden, daß trotz der verhältnismäßig günstigen Existenzbedingungen, die wegen der direkten Insolation usw. dem arktischen und antarktischen Plankton an der Meeresoberfläche geboten sind, dieses doch hier nur spärlich vertreten ist, weil, wie wir früher erwähnten, offenbar der eine ungünstige Faktor (Aussüßung durch das Schmelzwasser der Eisberge) gegen die anderen, günstigen von ausschlaggebender Bedeutung ist.

Die Eisberge scheinen aber auch, wie u. a. Giesbrecht vermutet, an ihrer Unterseite litorale Organismen vom Festlande her bis weit in den Ozean fortzuführen, und diese dann auf der Hochsee gefischten „zufällig- oder tychoplanktonischen" Organismen bilden einen zwar quantitativ zumeist kaum bedeutenden, doch darum nicht minder interessanten Bestandteil des arktischen und antarktischen Planktons.

Nach Gran können die Dauersporen von Diatomeen (*Chaetoceros contortum*, *Thalassiosira nordenskiöldi*) in den treibenden Eisschollen des Nordpolarmeeres einfrieren und bewahren dabei doch ihre Keimfähigkeit. Das Treibeis ersetzt demnach gewissermaßen den neritischen Diatomeen die seichten Küsten, auf deren Grunde sie nach

Digitized by Google

einer bestimmten Periode der Ruhe aufzukeimen beginnen, und verursacht, daß solche Sporen dann nach oft langer Wanderung an ganz anderen Stellen, als wo sie gebildet wurden, keimen.

Überdies sind auch höher organisierte Planktonten gegen tiefe Temperaturen recht unempfindlich. Reibisch stellte z. B. fest, daß das Einfrieren von Scholleneiern ohne Schädigung ertragen werden kann. Selbst so zarte Gebilde wie die Sphärozoën und Collozoën ertragen nach Brandt stundenlange Abkühlung auf 1°, ohne zu sterben; sie erleiden jedoch gewisse Veränderungen, die erst nach 2—3 Tagen ein Wiederaufsteigen der zu Boden gesunkenen Tiere möglich machen.

Literatur.

1. Apstein, C. (s. p. 7 Nr. 1).
2. Amberg, O. (s. p. 46 Nr. 1).
3. Bachmann, H. (s. p. 17 Nr. 2).
4. Birge, E. A. Plankton Studies on lake Mendota I, II. Transact. of Wiscons. Acad. Bd. 10, 11, 1895—97.
5. Brandt, C. (s. p. 46 Nr. 7).
6. Burckhardt, G. Quant. Studien ü. d. Zooplankton des Vierwaldstättersees. Mitt. naturf. Ges. Luzern 1900.
7. Chodat, R. Algues vertes de la Suisse. Matér. pour la flore cryptog. suisse, Bd. 1. Berne 1902.
8. Chun, C. (s. p. 17 Nr. 4).
9. Chun, C. Die pelagische Tierwelt in größeren Meerestiefen . . . Bibl. Zoologica H. 1. 1887—88.
10. Chun, C. Die Beziehungen zwischen dem arktischen und antarktischen Plankton. Stuttgart, E. Nägele, 1897.
11. Chun, C., Schott, G., u. Sachse, W. Die deutsche Tiefsee-Expedition 1898/99. Zeitschr. d. Ges. f. Erdkunde Berlin. Bd. 34. 1899.
12. Dahl, F. Die Gattung Copilia. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 6. 1892.
13. Dama, J. D. U. S. Explor. Exped. Zoophytes. 1848.
14. Ekman, S. (s. p. 17 Nr. 7).
15. Ekman, S. Über d. Crustaceenplankton von Ekoln (Mälaren) und über verschiedene Kategorien von marinen Relikten in schwedischen Binnenseen. Särtryck ur Zool. Stud. till. Tullberg. 1907.
16. Forel, F. A. (s. p. 8 Nr. 10).
17. Fülleborn. Untersuchungen im Nyassasee. Verh. der Ges. f. Erdkunde zu Berlin 1900.
18. Garbini, A. Alcune notizie fisiche sulle acque del Benaco. Rivista geograf. italiana. Ann. IV. 1897.
19. Giesbrecht, W. Copepoden. Résultats du Voyage du S. Y. Belgica 1902.
20. Grissinger, K. Unters. ü. d. Tiefen- u. Temperaturverh. d. Weißensees in Kärnten. Petermanns geogr. Mitt. Bd. 38. 1892.
21. Gran, H. H. Das Plankton des norw. Nordmeeres. Rep. Norw. Fishery- and Marine-Invest. Bd. II. 1902.
22. Hergesell u. Langenbeck. Die Temperaturverhältnisse d. Weißen Sees bei Urbeis. Geogr. Abh. a. Elsaß-Lothr. Heft 1. 1891.

Digitized by Google

23. Huber, G. Monogr. Studien im Gebiete d. Montigglerseen (Südtirol). In.-Diss. Stuttgart 1905 (auch: Arch. Hydrob. Bd. 1. 1905/6).
24. Istvánffi, I. v. Die Kryptogamenflora des Balatonsees. Wien 1898.
25. Keller, C. (s. p. 47 Nr. 23).
26. Langenbeck, R. Über die Bildung der Sprungschicht in den Seen. Peterm. geogr. Mitt. Bd. 39. 1893.
27. Levander, K. M. Kleine Beiträge z. K. d. Tierlebens unter dicker Eisdecke. Meddel. Soc. fauna et flora fennica. H. 20. 1894.
28. Lorenz, I. v. (s. p. 17 Nr. 13).
29. Luksch, I. (s. p. 17 Nr. 31)
30. Marsh, C. D. The Plankton of Lake Winnebago and Green Lake. Wiscons. Geol. a. Nat. Hist. Surv. Bd. 12. 1903.
31. Monti, R. Un modo di migrazione del plancton fin qui sconosciuto. Rendiconti R. Ist. Lomb. Ser. II, Bd. 38. 1905.
32. Ortmann, A. E. Grundzüge d. marin. Tiergeographie. Jena, G. Fischer, 1896.
33. Ostenfeld, C. H. and Wesenberg-Lund, C. A regular fortnightly Exploration of the Plankton of the two Icelandic Lakes, Thingvallavatn and Myvatn. Proc. Roy. soc. Edinbg. Bd. 25. 1906.
34. Pfenniger, A. (s. p. 47 Nr. 36).
35. Reibisch, J. Ü. d. Einfluß d. Temperatur auf die Entwicklung von Fischeiern. Wiss. Meeresunters. N. F. Bd. 6. Kiel 1902.
36. Richard, J. Notes sur les pêches effectuées par M. Rabot dans les lacs Enara, Imandra et dans le Kolozero. Bull. soc. zool. France. Bd. 14. 1889.
37. Richter, E. Die Temperaturverhältnisse der Alpenseen. Verh. d. 9. Deutsch. Geographentag. Wien 1891.
38. Risch, C. Die thermische Sprungschicht der Seen. Naturw. Wochenschr. N. F. Bd. 5. 1906.
39. Schleiden, M. J. Das Meer. 3. Aufl. Braunschweig, Salle, 1888.
40. Schott, G. Die jährliche Temperaturschwankung des Ozeanwassers. Petermanns Mittlgn. Bd. 41. 1895.
41. Schott, G. Ozeanographie u. maritime Meteorologie. Wiss. Erg. d. Deutsch. Tiefsee-Exp. Bd. 1. 1902.
42. Seeliger, O. (s. p. 48 Nr. 43).
43. Seligo, A. (s. p. 48 Nr. 44).
44. Ule, W. Geologie und Orohydrographie der Umgebung von Plön. Plöner Forschgsber. Teil 2. 1894.
45. Wesenberg-Lund, C. (s. p. 17 Nr. 19.).
46. Wolf, E. Die Fortpflanzungsverhältnisse unserer einheim. Copepoden. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 22. 1905.
47. Zschokke, F. (s. p. 48 Nr. 55).

4. Die Lichtverhältnisse des Wassers.

A. Apparate.

Trotzdem der Lichtgenuß für das organische Leben der Erde, besonders für die Pflanzen von höchstem Werte ist, sind wir im Vergleich zur Thermik über die Lichtintensitätsverhältnisse, die Beleuchtungsextreme, die Insolationsdauer einzelner Landgebiete noch recht

Digitized by Google

schlecht unterrichtet. Das gilt in noch erhöhterem Maße von unserer Kenntnis über die Lichtverhältnisse im Wasser der Seen und Meere.

Schon die primitive Gestalt der gewöhnlich zur Untersuchung der Transparenz dienenden Apparate zeigt uns, daß wir einen Wissenszweig vernachlässigen, der für das Planktonleben zumindest von derselben Bedeutung ist wie die Untersuchungen über Wärme, Chemismus u. dgl.

Zur Feststellung der Durchsichtigkeit des Wassers bedient man sich heute noch vielfach einer weißen, kreisrunden Mattscheibe von 20 cm Durchmesser (Krümmel gibt 50 oder 45 cm Durchmesser an). Man hat nun die Tiefe (Sichttiefe) zu beobachten, in der die Scheibe dem Auge entschwindet, nach weiterer, tieferer Versenkung beim Aufziehen eben wieder sichtbar wird.

Es empfiehlt sich, das arithmetische Mittel aus der Maßzahl für die Tiefe beim Versenken der Scheibe und der etwas kleineren beim Wiedererscheinen derselben zu nehmen, weiters die Messungen mehrmals hintereinander vorzunehmen und auch daraus wieder das Mittel zu berechnen. Amberg schlägt vor, auf die Scheibe ein schwarzes Kreuz malen zu lassen, da sich dann die Sichtbarkeitsgrenze viel schärfer markieren läßt als mit einer reinweißen. Im Notfalle kann auch statt der Scheibe einfach das Planktonnetz beim vertikalen Fischen zur Bestimmung der Transparenz verwendet werden.

Bei bewegtem Wasser muß die Transparenzbestimmung unter Anwendung des Wasserspiegels geschehen, eines Holzrahmens, der auf das Wasser gelegt wird. Auch Ausgießen oder Ausspritzen von Öl, wie es bei italienischen Fischern üblich ist, glättet die Wellen; bei starken Wellen ist allerdings die Transparenzbestimmung unmöglich. Um das Auge vor allen störenden Lichtreflexen zu schützen, ist es vorteilhaft, die Transparenzbestimmung unter einem schwarzen Schirm oder Tuch vorzunehmen.

Die ersten, noch unvollkommenen Senkversuche wurden schon 1817 von O. von Kotzebue an Bord des Rurik im Pazifischen Ozean angestellt; planmäßige Versuche in größerem Maßstabe stellten dann Lorenz, P. Secchi (daher der Name Secchischeibe) und Cialdi, Wolf und Luksch, Kapitän Ascherborn u. m. a. an. Statt einer weißen kann man auch rote, gelbe oder sonstwie gefärbte Scheiben benützen.

Kaum viel vorteilhafter ist die Methode (von Soret, Spindler und Wrangell) der Versenkung eines leuchtenden Körpers, etwa einer elektrischen Lampe, bei welcher man genau die Zusammensetzung des Lichtes, sowie dessen Intensität kennt und letztere kon-

Digitized by Google

stant zu erhalten vermag. Es zeigt sich bei derartigen Versuchen, daß wir vor allem zwischen direktem und diffusem Licht genau zu unterscheiden haben, indem sich das letztere in ungefähr doppelt so großen Entfernungen ausbreitet als diejenige Entfernung ist, in welcher ein leuchtender Punkt, eben die Lichtquelle, dem Auge entschwindet. Denn auch dann noch, wenn der Lichtpunkt selbst dem Auge längst entschwunden ist, bleibt das Wasser in der Umgebung der versenkten Lampe immer noch erhellt.

Bei allen diesen Bestimmungen funktioniert das menschliche Auge als Photometer, bekanntlich ein individuell sehr variabler Apparat. Es könnten daher im besten Falle nur von demselben Beobachter mit denselben Methoden durch gleich sorgfältige Untersuchungen gewonnene Werte miteinander verglichen werden.

Wir müssen bedenken, daß man sich anfangs hauptsächlich für die Frage interessierte, bis in welche Tiefen überhaupt das Licht noch vorzudringen vermag, d. h. von welcher Tiefe ab wir von einer „aphotischen" Region sprechen können. Man kam auf den Gedanken, die Reduktion von Silbersalzen durch das Licht d. h. die dabei auftretende Schwärzung des chemischen Präparates als Maß für die Lichtstärke zu benützen. In jener Tiefe, wo keine Schwärzung mehr eintrat, glaubte man den Beginn der „aphotischen" Region gefunden zu haben.

Die ersten zur Versenkung photographischer Platten verwendeten Apparate von Forel und Fol hatten zunächst zwei Übelstände. Sie öffneten sich beim Aufstoßen auf den Boden und konnten immer erst bei Nacht an die Oberfläche gezogen werden. v. Petersen konstruierte daher einen Apparat, der uns von der Tiefe unabhängig macht, indem er in jeder gewünschten Tiefe sich öffnet und nach der Exposition sich selbsttätig schließt. Ebenso verbesserte Roux den Forelschen Apparat, so daß er jetzt auch bei vollem Tageslicht verwendet werden kann.

Die von Petersen verwendete Bromsilberplatte, die vom Seewasser nicht angegriffen werden soll, liegt in einer Bleidose. Der ebenfalls aus Blei bestehende Dosendeckel kann an einem Scharnier auf- und zugeklappt werden und greift in einen doppelten Falz derart ein, daß seitlich kein Lichtstrahl einzudringen vermag. Die Dose hängt exzentrisch, freibeweglich in einem Rahmen und würde demgemäß ohne weitere Vorrichtung die aus Fig. 29c ersichtliche Stellung einnehmen. Um nun in beliebiger Tiefe ein Öffnen des Deckels, also eine Exposition herbeizuführen und nach beliebiger Zeit wieder die Dose zu schließen, ist nach dem Prinzip des Negnetti- und Zambra-

Digitized by Google

schen Umkippthermometers ein Propeller verwertet, der erst durch Aufziehen des Apparates in Bewegung gesetzt wird. Ein feines, an den Propeller befestigtes Schraubengewinde greift durch eine Schraubenmutter in den durchbohrten Rand der Dose ein und steckt etwa einen halben Zentimeter tief in dem seitlichen Falz des Deckels.

Der Apparat wird nun in eine beliebige, durch das Zählwerk der Lotleine kontrollierbare Tiefe hinabgelassen (Fig. 29a). Wird er, dort angelangt, in die Höhe gezogen, so hebt sich das Schraubengewinde durch die Drehung der Propellerflügel und tritt aus dem entsprechenden Falz des Deckels. Letzterer klappt auf und die Platte wird exponiert (Fig. 29b). Ein dem Deckel seitlich anhängendes Bleigewicht erleichtert das Aufklappen, welches bei einer Hebung des Apparates um 2,5 m erfolgt. Hat man die erforderliche Zeit hindurch exponiert, so tritt bei einer weiteren Hebung des Apparates das Gewinde auch aus der entsprechenden Öffnung der Dose und letztere, weil exzentrisch aufgehängt, klappt zu (Chun).

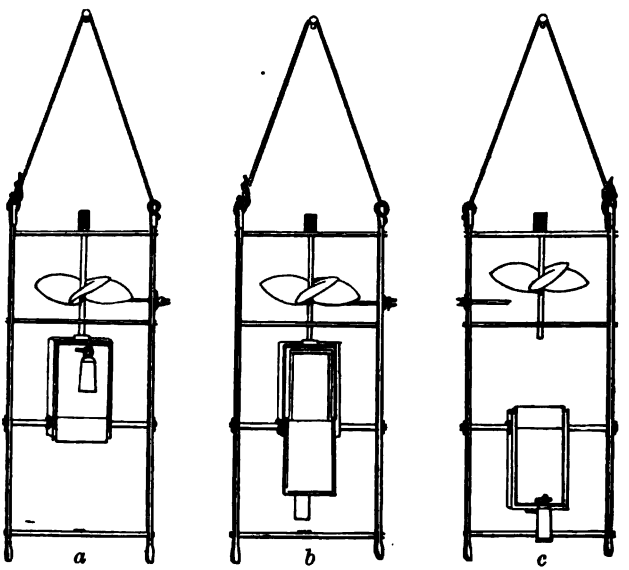


Fig. 29. Petersens photographischer Apparat zur Messung der Lichtintensität in größeren Tiefen. (Nach Chun.)
a geschlossen, beim Versenken; *b* geöffnet, beim Beginn des Aufholens; *c* geschlossen, aufgeholt.

Allein je feinere, lichtempfindlichere Apparate man verwendete (Chromsilberpapier, Bromsilberpapier, Bromsilbergelatineplatten), desto weiter nach unten mußte der Beginn der aphotischen Region angesetzt werden. Viel wichtiger für die Biologie des Planktons ist die Frage nach der Intensität des Lichtes in den einzelnen Wasserschichten, in denen assimilierendes Phytoplankton sich aufhält, denn die untere Verbreitungsgrenze des Phytoplanktons muß ja mit dem ihnen eben noch genügenden Lichtintensitätsminimum zusammenfallen, sowie die Verbreitungsgrenze nach der Oberfläche mit einem eben

Digitized by Google

noch erträglichen Lichtintensitätsmaximum für die betreffenden Formen übereinstimmen muß; ja es könnten auch tägliche, jährliche Lichtintensitätsschwankungen mit ebenso periodisch verlaufenden Ortsveränderungen des Phytoplanktons und damit des Plankton überhaupt in Beziehung gebracht werden.

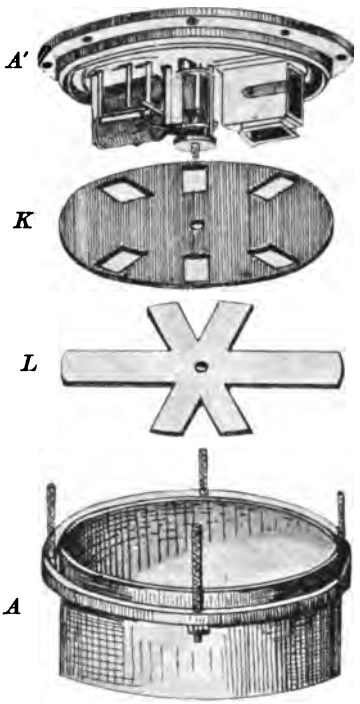


Fig. 30. Linsbauers Photometer. (Nach Linsbauer, etwas verändert.)
Die einzelnen Bestandteile sind übereinander gezeichnet.
A Gehäuse (Dose). *A'* der Deckel mit seinem Mechanismus: rechts die Dunkelkammer zur Aufnahme der Gefäße mit absorbierenden Flüssigkeiten, welche nur spektroskopisch bestimmtes Licht durchzulassen haben. Der unteren Lichteinlaßöffnung entspricht eine ebensolche, durch eine Glasplatte verschlossene am Dosendeckel (auf der Fig. nicht sichtbar); links der Elektromagnet, zwischen beiden, im Deckelzentrum, die Scheibenachse mit Feder und Zahnrad. Auf diese Achse wird *K*, die 6fenstrige Kreisscheibe mit den Films aufgesetzt, die durch den darüber befestigten Stern *L* niedergehalten werden.

Dazu ist es zunächst nötig, die Lichtintensität in beliebiger Tiefe genau, zahlenmäßig festzustellen und durch das Aufstellen einer fixen Intensitätseinheit eine Intensitätsskala in Anwendung zu bringen, die einen Vergleich der gefundenen Werte ermöglicht. Weiters ist es zur richtigen Beurteilung der Qualität des Lichtes in verschiedenen Tiefen mit Rücksicht auf die auswählende Absorption des Wassers nötig, nicht das gesamte, in der betreffenden Tiefe vorhandene Licht, sondern immer nur einen ganz bestimmten Spektralteil desselben mit Ausschluß sämtlicher übrigen Strahlengattungen, mögen diese nun ebenfalls das betreffende photographische Präparat beeinflussen oder nicht, zu messen. Wenn man nun in derselben Tiefe alle Teile des Spektrums einzeln nacheinander prüfen könnte, würde man erkennen, ob und welche Spektralteile in dieser Tiefe fehlen, d. h. zu schwach sind, um noch chemisch wirksam zu sein.

Linsbauer versuchte nun, einen Apparat zu konstruieren, der es erlaubt, mit hochempfindlichen Silbersalzen (photographischen Films), welche in beliebiger Tiefe eine bestimmte Zeit hindurch dem Lichte ausgesetzt werden, in vergleichenden Maßangaben die Lichtintensität zu ermitteln. Mit Rücksicht auf die spektrale Zerlegung des Lichtes im Wasser ist es weiters nötig, zur Intensitätsbestimmung nur möglichst mono-

Digitized by Google

chromatisches Licht zuzulassen und für dieses Licht die photographischen Platten zu sensibilisieren. Der Apparat muß licht und wasserdicht und bei Anwendung in größeren Tiefen entsprechend solid und schwer gebaut sein. Eine elektrische, vom Boote aus zu handhabende Auslösevorrichtung ermöglicht, mehrere Aufnahmen in einem Zuge zu machen (Fig. 30).

Die Form des Apparates ist die einer flachen Dose. Der Deckel (*A'*) der Dose (*A*) trägt den ganzen Bewegungs- d. h. Expositionsmechanismus. Derselbe besteht aus zwei Hauptteilen: Der eine bewirkt die Umdrehung einer Achse, an welcher ein Träger zur Aufnahme der lichtempfindlichen Schicht (Platte, Papier usw.) befestigt ist, der zweite reguliert die Bewegung, welche er teils auslöst, teils arretiert. Die Auslösung sowie die Arretierung erfolgt durch einen Elektromagneten. Seine beiden Spulen sind ebenfalls auf dem Dosendeckel montiert. (Näheres s. in der Figurenerklärung.)

Für Lichtuntersuchungen in geringeren Tiefen konstruierte Linsbauer einen einfacheren, handlicheren Apparat.

B. Ergebnisse.

Trotz der Einfachheit und Mangelhaftigkeit der Methode haben doch auch die Versuche mit der Senkscheibe zu einigen interessanten Ergebnissen geführt, die wir zunächst bezüglich des Süßwassers kurz besprechen wollen.

Die Sichttiefe ist je nach der Lokalität eine recht verschiedene. Man fand sie im Maximum im:

Lake Tahoe (U.S.A.)	in 33 m Tiefe	Annecysee . .	in 11 m Tiefe
Gardasee	„ 21,6 „ „	Plönersee . . .	„ 10 „ „
Genfersee	„ 18,6 „ „	Zürichersee . .	„ 9,5 „ „
Vierwaldstättersee .	„ 17,4 „ „	Hallstättersee .	„ 8,8 „ „
Nyassasee	„ 16 „ „	Lac de Bret . .	„ 5,5 „ „
Bodensee	„ 11,5 „ „	Katzensee . . .	„ 4,5 „ „

Wie bei der Besprechung des Chemismus sehen wir auch hier bei der Transparenz einen gewissen Zusammenhang mit der Tiefe des Gewässers, die im allgemeinen proportional ist der Durchsichtigkeit, doch gibt es natürlich auch hier noch andere Faktoren, die dabei eine Rolle spielen und nicht wenige Ausnahmen.

Im Meere, insbesondere in der Hochsee der wärmeren Zone, dürfte die Sichttiefe bedeutender sein, während wir die geringsten Maximalzahlen in der Küstennähe zu erwarten haben. Hier einige Beispiele. Die Maximalsichttiefe beträgt ungefähr:

Digitized by Google

im Golf von Triest .	13 m	im Indik	45 m
„ Quarnero . . .	24 „	„ Roten Meer . .	51 „
„ östl. Mittelmeer .	30 „		

In der Ostsee erreicht nach Aschenborn die Transparenz nur ungefähr den dritten Teil der im Mittelmeer beobachteten.

Mit ungefähr 50 m dürfte das überhaupt erreichbare Maximum der Sichttiefe gegeben sein.

Bezüglich des jahreszeitlichen Wechsels der Transparenz gilt als durchaus nicht allgemein gültige Regel ein Maximum im Winter und ein Minimum der Durchsichtigkeit im Sommer.

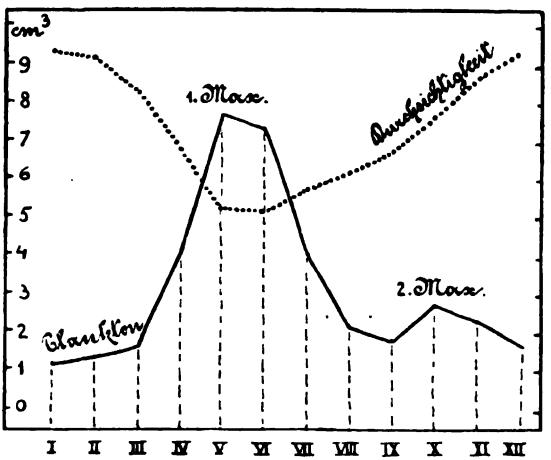


Fig. 31. Planktonquantität und Transparenz des lac d'Annecy in den einzelnen Monaten auf Grund zehnjähriger Beobachtungen. (Nach Le Roux.)

Beeinflußt wird die Transparenz in erster Linie von der Menge der suspendierten mineralischen, sowie organischen Körperchen (Plankton), ferner von der Beleuchtung und der Tageszeit, der Farbe und Temperatur (wenigstens indirekt). Die Fig. 31 zeigt sehr schön die Abhängigkeit der Durchsichtigkeit vom Planktongehalt des Wassers.

Die Farbe des Wassers wird, wie im nächsten Abschnitt gezeigt werden soll, hauptsächlich durch die im Wasser suspendierten Körper bedingt. Die Temperatur des reinen Wassers beeinflußt allerdings, wie experimentell nachgewiesen wurde, die Transparenz, indem wärmeres Wasser mehr Licht absorbiert, mithin weniger durchsichtig ist als kälteres, doch spielt dieser Faktor im Vergleich zu den folgenden kaum eine größere Rolle. Weit wichtiger sind jedenfalls die klimatischen Verhältnisse, die durch sie bedingten Trockenheits- und Regenperioden, die Schneeschmelze u. dgl.; sie führen namentlich in Seen und an Küstengebieten bedeutende Trübungen herbei und verursachen oft geradezu im Gegensatz zur oben angegebenen Regel ein Minimum der Transparenz im Winter, ein Maximum im Sommer, wie es z. B. von Huber im Montigglersee, von Lorenz im Quarnero und von mir im Golf von Triest nachgewiesen werden konnte.

Digitized by Google

Huber findet folgende Mittelwerte der Sichttiefe in dem von ihm untersuchten See:

Winter	2 m	Sommer	3,70 m
Frühling	2,85 „	Herbst	3 „

Lorenz fand im Quarnero (1858) folgende Werte:

Februar—April . . .	8—14 m	Juni—(inkl.)September	20—24 m
Mai	16 „	Oktober—Dezember .	10—12 „

Im Triester Golf fand ich im Jahre 1900 ein Minimum im Januar (3,5 m), ein Maximum Ende September (13 m); im speziellen ist aber der Kurvenverlauf sehr variabel, da das Wasser des seichten Golfes durch starken Seegang und anhaltenden Regen jederzeit in kurzem eine erhebliche Trübung erfährt. Dasselbe gilt von Flußseen und flachen, den Winden preisgegebenen Seen der Ebene.

Der Einfluß des Planktons auf die Durchsichtigkeit des Wassers scheint früher vielfach insofern überschätzt worden zu sein, als man annahm, daß in allen Fällen die Quantität des Planktons die Transparenz des Wassers beeinflusse. Das ist tatsächlich der Fall in plankton-, namentlich phytoplanktonreichen Seen, so in denen der norddeutschen Tiefebene. Apstein gibt darüber folgende Daten:

	Molfsee	Westensee	Plönersee
Planktongehalt . .	1363 ccm	167 ccm	13 ccm
Transparenz . . .	0,5 m	6 m	10 m

Ähnlich liegen die Verhältnisse im Meere. G. Schott kommt zu dem Resultate, daß das Planktonvolumen von überwiegendem und maßgebendem Einfluß auf die Transparenz des Meerwassers, jedoch nicht als die einzige Ursache zu betrachten ist. Während der Valdivia-Expedition zeigten z. B. im Durchschnitt

	Planktonvolumen	Sichttiefe
11 planktonarme Stationen	85 ccm	26 m
12 planktonreiche Stationen	530 „	16 „

Wie eingangs erwähnt wurde, stand ursprünglich die Frage im Vordergrunde: Wie weit geht das Licht überhaupt in die Tiefe? Forel stellte im Jahre 1883 im Genfersee mittels Chromsilberplatten die „Reaktionstiefe“ im Frühling bei 45 m, im Winter bei 100 m fest; durch Verwendung der empfindlichen Bromsilberplatten rückte die Reaktionstiefe bis gegen 170 m hinab, im Mittelmeer endlich nach den Untersuchungen des „Albatros“ auf 400 m, und Wolf und Luksch berichten, daß mit den von ihnen verwendeten Platten selbst in 500 m Tiefe die Reaktionstiefe noch nicht erreicht war.

Wir ersehen also aus diesen Angaben, daß die Reaktionstiefe mit der Empfindlichkeit der photographischen Platten wächst. Um den

Digitized by Google

Beginn der aphotischen Region nach dieser Methode wirklich überhaupt feststellen zu können, müssen wir uns zu der Annahme bequemen, daß erstens das Licht in jenen Grenzschichten nur aus einer oder einigen wenigen Strahlenarten besteht, nämlich bloß aus den chemisch wirksamen, die photographischen Platten beeinflussenden blauen und violetten Strahlen, während doch noch andere, chemisch nicht wirksame Strahlen vorhanden sein und noch tiefer ins Wasser eindringen könnten, und daß weiters die Empfindlichkeit der Platten erst dort aufhört, wo auch die Intensität der wirksamen Strahlen gleich Null wird; das dürfte aber kaum der Fall sein, denn die Platten werden jedenfalls schon in jenen Tiefen sich nicht mehr schwärzen, wo noch Lichtstrahlen vorhanden sind.

Bezeichnen wir die Stärke des auf die oberste Wasserschicht auffallenden Lichtes mit i und werde letzteres durch eine Wasserschicht von bestimmter Dicke auf den $n$ten Teil seiner ursprünglichen Intensität abgeschwächt, nachdem es diese Wasserschicht passiert hat, so herrscht nunmehr nur noch eine Lichtstärke $i_1 = \frac{i}{n}$. Nach dem Passieren einer zweiten, gleichmächtigen, in ihren Eigenschaften sich ebenso verhaltenden Wasserschicht wird auch diese Lichtstärke i_1 wiederum auf den $n$ten Teil abgeschwächt worden sein, d. h. es ist $i_2 = \frac{i_1}{n}$; oder, wie leicht ersichtlich, $i_2 = \frac{i}{n^2}$, usw.

Daraus folgt die allgemeine Formel für die in einer beliebigen Tiefe m herrschende Lichtintensität i_m, wenn das mit der Intensität i auffallende Licht durch die Schichteneinheit auf $\frac{1}{n}$ der ursprünglichen Stärke abgeschwächt wird. Es ist nämlich $i_m = \frac{i}{n^m}$, in Worten: Wenn die passierten Wasserschichten in arithmetischer Progression zunehmen, so nimmt die Intensität des jeweilig herrschenden Lichtes in geometrischer Progression ab.

Daraus folgt der theoretisch richtige Schluß, daß $i_m = 0$ wird, wenn $m = \infty$ ist, anders ausgedrückt, daß die im Wasser vorhandene Lichtstärke erst nach dem Passieren von unendlich vielen Schichten gleich Null wird; d. h. selbst in den allergrößten Meerestiefen ist noch eine gewisse, wenn auch minimale Lichtstärke vorhanden, das Licht — und das gilt für jede einzelne Farbe — dringt bis zum tiefsten Grunde in das Wasser ein. — Ob sich diese theoretische Folgerung bewahrheitet, ist fraglich; jedenfalls dringt das diffuse Licht tiefer ein als direktes Licht, wie aus den früher erwähnten Versuchen von Soret hervorgeht.

Digitized by Google

Fol und Sarasin vermuten für den Genfersee in 120 m Tiefe noch starkes Licht, in 170 m Tiefe soll die Beleuchtung der einer klaren, mondscheinlosen Nacht gleichen.

Wenn wir uns daran erinnern, daß das Sonnenlicht aus verschiedenfarbigen Strahlen zusammengesetzt ist, wird es uns interessieren zu erfahren, in welcher Weise diese verschiedenfarbigen Strahlen vom Wasser absorbiert werden. Um dies zu entscheiden, wurde statt der weißen Senkscheibe eine andersfarbige (rote, gelbe usw.) genommen und es zeigte sich, daß die schwächer brechbaren Strahlen (rot, gelb) des Spektrums zuerst verschwanden. Wir werden schon durch diese Tatsachen veranlaßt, das Licht nicht mehr in seiner Gesamtheit zu betrachten. Kny machte bereits den Vorschlag, die stärker und schwächer brechbare Hälfte des Spektrums gesondert zu untersuchen. „Erstere sollte mit Hilfe eines photographischen Papiers gemessen werden. Zur Ermittelung der Intensität der letzteren aber schlug er vor, eine Wasserpflanze in einem luftdicht schließenden Gefäße gleichzeitig mitzuversenken und zwar unter vollständigem Lichtabschluß. Erst in der gewünschten Tiefe wäre die Pflanze und das Papier eine Zeitlang zu exponieren. Schwärzung des Papieres muß dann die Gegenwart (und Stärke) der kurzwelligen Strahlen angeben, während die Änderung des Kohlendioxyd- bzw. auch des Sauerstoffgehaltes des vorher daraufhin genau untersuchten Vegetationswassers auf die etwaige Anwesenheit assimilatorisch wirksamer Strahlen hinwiesen."

Dieser Versuch führt uns auf die für die Biologie des Planktons wichtigste Frage der Lichtverhältnisse im Wasser, nämlich auf die für die Assimilation des Phytoplanktons nötige Intensität der Lichtstrahlen. Hofer, Lampert und Krümmel machen auf die, wie es scheint, zu wenig beachteten, diesbezüglichen Angaben Regnards aufmerksam.

Bei einem seiner Versuche wurden die Änderungen der Lichtintensität an der damit proportionalen elektrischen Leitfähigkeit einer Selenzelle gemessen. Das kristallinische Selen hat die Eigenschaft, den galvanischen Strom im Dunkeln sehr gering, im vollen Sonnenschein aber in etwa 10facher Stärke zu leiten, und zwar reagiert es vorzugsweise auf die Strahlen des weniger brechbaren (roten) Endes des Spektrums. Es ergaben sich nun, wenn wir die bei vollem Sonnenlicht erhaltene Galvanometerablesung als Einheit = 100 setzen, folgende Abstufungen mit der Tiefe:

Tiefen:	0	1	2	3	4	5	7	9	11 m
	100	52	40	37	34	32	31	30	29

Digitized by Google

Schon in der geringen Tiefe von einem Meter ist also die Intensität fast auf die Hälfte, in $4^1/_2$ m auf $^1/_8$ gesunken, was also eine außerordentlich rasche Abnahme des (roten) Lichtes schon in den obersten Schichten bedeutet, während sie um so langsamer von 7 m abwärts erfolgt, und aus einer graphischen Darstellung kann man schließen, daß eine Intensität $= ^1/_4$ erst um 100 m herum erreicht worden wäre.

Noch krasser ist der Intensitätsschwund in den obersten Wasserschichten nach den Untersuchungen von Linsbauer im Traunsee. Setzen wir die Intensität des auffallenden Lichtes = 100, so ergeben sich folgende Werte:

Tiefe	Stärke des durchgelassenen Lichtes	Tiefe	Stärke des durchgelassenen Lichtes
0 m	100	3 m	3
$^1/_2$ „	29	5 „	1,4
1 „	19	10 „	1,4
2 „	4,9		

Es werden also folgende Prozente des auffallenden Lichtes aufgehalten:

Dicke der Wasserschicht	Prozente	Dicke der Wasserschicht	Prozente
$^1/_2$ m	71	3 m	97
1 „	81	5 „	98,6
2 „	95	10 „	98,6

Wir sehen, daß die Intensitätsabnahme schon im ersten halben Meter bedeutend ist, ja Regnard findet sie in der Seine sogar schon innerhalb des ersten Dezimeters auffallend stark. In filtriertem Wasser ist die Abnahme der Intensität bedeutend geringer und erfolgt auch gleichmäßiger. Immerhin vermutet Linsbauer, daß der Kurvenverlauf der Intensitätsabnahme im Traunseewasser wenigstens durch Absorption und diffuse Reflexion seitens suspendierter Partikel im Vergleich zur Wirkung des Mediums selbst keineswegs erheblich alteriert werde.

Einen Anhaltspunkt für den der Phytoplanktonassimilation nötigen Lichtintensitätsgrad wird uns die vertikale Ausbreitung des Phytoplanktons selbst geben, und da hat es sich gezeigt, daß das Vorkommen desselben auf die „Zweihundertfadenleine", also ungefähr auf eine Oberflächenschicht von etwa 400 m beschränkt ist. Unterhalb dieser Zone kommen jedenfalls assimilierende, lebende Pflanzen nur in sehr geringer Menge vor.

Da indessen in dieser 200 Faden-Zone die Verteilung des Phytoplanktons keine gleichmäßige ist, sondern auch hier einige Formen höhere, andere tiefere Zonen bevorzugen, können wir schließen, daß

Digitized by Google

nicht alle Phytoplanktonten auf dieselben Intensitätsgrade abgestimmt sind. Und in der Tat hat ein mit in Glaskolben eingeschlossenen Diatomeen (*Asterionella*) unternommener Versuch gezeigt, daß diese Algen sich, in verschiedene Tiefen versenkt, verschieden stark vermehrten, und zwar fand die stärkste Vermehrung in Tiefen von 3 bis 8 m statt. Die Versuche ergaben, daß sich *Asterionella* bei stärkerer Lichtintensität auch stärker vermehrt, daß aber das Lichtintensitätsmaximum in diesem Falle nicht etwa erst an der Oberfläche, sondern schon in 2 m Tiefe erreicht war: in geringeren Tiefen als 2 m nämlich fand ebenfalls keine Vermehrung mehr statt.

Die Ergebnisse dieses Experimentes stimmen gut mit dem überein, was wir bisher über die Verteilung des Planktons in den oberen Meeresschichten wissen. In bezug auf das Quantum an lebender, organischer Substanz lassen sich mit Chun die Wasserschichten in drei Etagen gliedern. Die oberste Etage, wir wollen sie die euphotische Region nennen, reicht bis zu 80 m hinab und ist dadurch charakterisiert, daß in ihr die niederen pflanzlichen Organismen unter dem Einfluß des Sonnenlichtes üppig gedeihen, indem sie durch Assimilation ihren Leib aufbauen. Die zweite Etage, die dysphotische Region, reicht von 80 bis zu etwa 350 m. Sie zeichnet sich dadurch aus, daß in ihr nur wenig pflanzliche Organismen ganz unabhängig von den verschiedenen, dort obwaltenden Temperaturen ihre Existenzbedingungen finden. Diese „Schattenflora", wie sie Schimper genannt hat, setzt sich hauptsächlich aus einigen Diatomeengattungen (*Planktoniella, Asteromphalus, Coscinodiscus*) und aus der kugeligen Alge *Halosphaera* zusammen.

In der dritten Etage, der aphotischen Region, wird nahezu kein lebendes Phytoplankton mehr gefunden.

Mit ca. 400 m Tiefe werden wir ungefähr auch die obere Grenze der eigentlichen Tiefsee annehmen können (Chun) — ungefähr, „denn erstens verschiebt sie sich in den polaren Gegenden nach den Jahreszeiten, in den übrigen nach den Tageszeiten, zweitens leben viele Formen in ihren Jugendstadien in den Oberflächenschichten und drittens reicht für viele das Verbreitungsgebiet bis in höhere Schichten hinauf." (Brauer.)

Daß im Süßwasser den oberflächlichen Algenwucherungen, die als „Wasserblüte" allgemein bekannt sind, bei der Intensitätsabnahme des Lichtes große Bedeutung zukommt, daß sie gewissermaßen als Lichtschirm wirken für das Plankton tieferer Schichten, scheint außer Frage zu sein. Ja, man hatte sogar diese schattenspendenden Algenwucherungen für das angebliche Nichtwandern des Planktons in verti-

Digitized by Google

kaler Richtung in norddeutschen Seen verantwortlich gemacht (s. Kap. V, 1). Damit soll aber nicht geleugnet werden, daß die wechselnde Intensitätsabnahme bei den täglichen und jährlichen vertikalen Wanderungen des Planktons eine hervorragende Rolle spielt; wir werden später (s. Kap. V. 3) sehen, daß nach den Untersuchungen Loebs die „heliotropischen Bewegungen" des Planktons vielfach geradezu in der Richtung der einfallenden Strahlen erfolgen.

Literatur.

1. Amberg, O. (s. p. 46 Nr. 1).
2. Apstein, C. (s. p. 7 Nr. 1).
3. Brauer, A. Fische. Wissensch. Erg. d. Deutsch. Tiefsee-Exp. 1906.
4. Chun, C. (s. p. 71 Nr. 9).
5. Chun, C. (s. p. 17 Nr. 4).
6. Fol et Sarasin. Pénétration de la Lumière du jour dans les lacs . . . Mémoires de la Société de Phys. et d'hist. nat. Genève. Bd. 29. 1887.
7. Forel, A. Étude sur les variations de la transparence des eaux du lac Léman. Archiv de Sc. phys. et nat. 1877.
8. Garbini (s. p. 71 Nr. 18).
9. Huber, G. (s. p. 72 Nr. 23).
10. Krümmel, O. (s. p. 17 Nr. 10).
11. Lampert, K. (s. p. 8 Nr. 15).
12. Le Conte, J. Physikal Studies of Lake Tahoe, Overland Monthly. Bd. 2 u. 3. 1883—1884.
13. Le Roux, M. Notes biologiques sur le lac d'Annecy, Rev. savoisienne 1899.
14. Linsbauer, L. Photometrische Untersuchungen über die Beleuchtungsverhältnisse im Wasser. Sitzb. K. Akad. Wiss. Wien. Math. Nat. Kl. Bd. 114. 1905.
15. Lorenz, J. v. Physikalische Verhältnisse und Organismenverteilung im Quarnerischen Golfe. Wien, Hof- u. Staatsdruckerei 1863.
16. Lorenz, J. v. (s. p. 17 Nr. 13).
17. Luksch, J. (s. p. 47 Nr. 31).
18. Regnard, P. Recherches expérimentales sur les conditions physiques de la vie dans les eaux. Paris, Masson, 1891.
19. Ruttner, F. Ü. d. Verhalten d. Oberflächenplanktons zu verschied. Tageszeiten. Plöner Forschungsberichte. Bd. 12. 1905.
20. Schimper, A. F. W. Pflanzengeographie auf physiolog. Grundlage. Jena, G. Fischer, 1898.
21. Schott G. (s. p. 72 Nr. 41).
22. Ule, W. Der Würmsee. Wiss. Veröffentl. d. Vereins f. Erdkunde. Leipzig. Bd. 5 1901.
23. Wesenberg-Lund, C. Über Süßwasserplankton. Prometheus, Bd. 17. 1906.

5. Die Farbe des Wassers.

A. Apparate.

Um die Farbe eines Gewässers zu bestimmen, bedient man sich heute fast ausschließlich der Forelschen Farbenskala (Xanthometer). Dieselbe besteht aus einer Reihe mit gefärbten Flüssigkeiten gefüllter Röhren. Forel verwendete folgende Stammlösungen:

Digitized by Google

für blau: 0,5 g Kupfersulfat + 5 ccm Ammoniak + 95 ccm Wasser,
für gelb: 0,5 g neutr. chromsaures Kali in 100 ccm Wasser.

Dreizehn nach den unten angegebenen Zahlen dargestellte Mischungen werden filtriert und in ebenso viele Fläschchen von etwa 8 mm Durchmesser und beliebiger Höhe (etwa 15 cm) gegeben und stellen so eine Skala dar, nach der die Farbe des zu untersuchenden Gewässers durch Vergleich zu bestimmen ist.

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII
blau	100	98	95	91	86	80	73	65	56	46	35	23	10
gelb , ...	0	2	5	9	14	20	27	35	44	54	65	77	90

Um die störende Wirkung der Sonnenstrahlen abzuhalten, spannt man über sich einen schwarzen Schirm auf und sieht an der Schattenseite des Bootes, indem man sich über die Bordwand vorbeugt, senkrecht auf die Wasserfläche. Bei leicht bewegtem Wasser bedient man sich des Wasserspiegels. Nach in dieser Weise vorgenommenen Beobachtungen wurde z. B. bezeichnet:

Die	Farbe	des	Genfersees				mit	Nr.	IV
„	„	„	Zürichsees				„	„	VI—VII
„	„	„	Katzensees				„	„	X—XI
„	„	„	Luzernersees				„	„	V—VI
„	„	„	Lago	di	Nemi		„	„	VI—VIII
„	„	„	„	„	Albano		„	„	VIII
„	„	„	„	„	Cavazzo		„	„	VIII—IX
„	„	„	„	„	Viverone		„	„	X

Im Mittelmeer treffen wir z. B. die Nr. I, II, III, im Roten Meer Nr. IV und V. Die Ostsee ist fast ausnahmslos grün, die Nordsee in ihrem nördlichen und mittleren Teil um einige Prozente der Forelschen Skala stärker blau; im nördlichen Teil hat v. Drygalski sogar einmal Nr. II, also fast reines Blau beobachtet. Das reinste und tiefste Blau hat die Sargassosee und das Mittelmeer zwischen Kreta und Zypern.

Es zeigte sich sehr bald, daß die Forelsche Skala namentlich wegen des Fehlens der braunen Töne[1]) nicht ausreichend sei, und Ule mischte daher in einem 21 Flaschen zählenden Satz blauer und

1) Auch das Blau Nr. I genügte Garbini nicht für seine Untersuchungen des Gardasees bezüglich des Farbentones. Ebenso möchte Lorenz zwei bis drei blaue Stammflüssigkeiten herstellen und dann von jeder derselben mehrere Verdünnungsgrade festsetzen.

Digitized by Google

grüner Farbentöne von Nr. 12 ab in aufsteigender Menge eine braune Farbe von folgender Zusammensetzung:

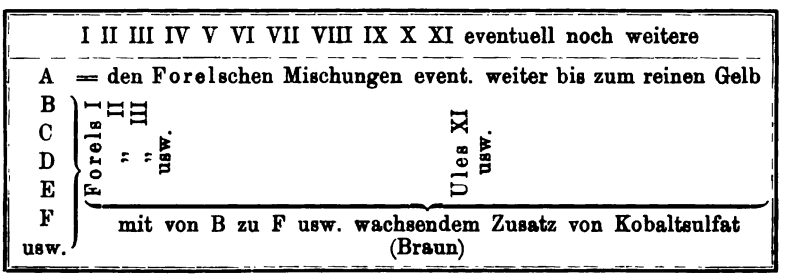
0,5 g Kobaltsulfat in 95 ccm Wasser + 5 g Ammoniak.

Die erweiterte Forelsche Skala sieht demnach so aus:

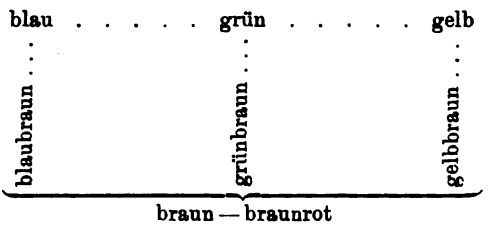
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
blau . .	100	98	95	91	86	80	73	65	56	46	35	23	10	35	35	35	35	35	35	35	35	35	35	35
gelb . .	0	2	5	9	14	20	27	35	44	54	65	77	90	65	60	55	50	45	40	35	30	25	20	15
braun .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50

Apstein möchte den braunen Ton schon bei 2 oder 3 eingeschaltet wissen.

Aber auch diese Skala dürfte nicht allen Anforderungen entsprechen und Burckhardt schlug daher vor, statt der linearen eine bidimensionale Skala zu verwenden nach folgendem Schema:



Diesem Schema entsprechen dann folgende Farben:



Eine weitere Form der Farbenskala, die sich eng an die Forelsche anlehnt und sie durch ihre größere Haltbarkeit übertreffen soll, hat Thoulet ausgeführt; doch ist ihre Herstellung zu umständlich.

Weiters kann man zur Bestimmung der Wasserfarbe auch die Neßlerskala benützen. Das zu untersuchende Wasser wird in einen Zylinder von bestimmter Höhe und bestimmtem Volumen gebracht. In gleiche Zylinder bringt man reines Wasser mit wechselnden Mengen einer konzentrierten Ammoniaklösung und je einem Kubikzentimeter von Neßlers Reagens. Es entstehen so verschiedene Farbentöne, die

Digitized by Google

man in der Weise beurteilt, daß man von oben auf die gefüllten Zylinder sieht, die auf weißem Grunde stehen. Mit diesen Farbentönen vergleicht man die Farbe des zu beurteilenden Wassers. Die Neßlerskala ist indessen nur für deutlich bräunliches oder gelbes Wasser verwendbar (Amberg).

Schließlich wäre es auch möglich, die auf Raddes internationaler Farbenskala in Betracht kommenden 189 Felder für Grün und 63 für Blau für unsere Zwecke zu verwenden, und Lorenz empfiehlt den Vergleich der Seefarben mit einigen bekannten Mineralien, die in einer Typensammlung von etwa 20 Stücken ähnlich wie die Forelsche Skala zu verwenden wären. Der Vorteil läge dabei in der genaueren Unterscheidung von Lasur- und Deckfarben. Daß hiermit aber die in der Natur vorhandenen Übergänge zweifelfrei zu definieren sein werden, erscheint Krümmel ausgeschlossen.

Endlich versuchte (ähnlich wie früher schon Steenstrup) Frisoni die Bestimmung der Wasserfarbe mittels verschieden gefärbter Gläser.

Wir ersehen aus all diesen Versuchen, daß wir ebenso wie bei den Lichtmessungen auch bei der Bestimmung der Farbe des Wassers zu keinen exakten Resultaten kommen können, solange unser Auge selbst als Meßapparat zu dienen hat.

B. Ergebnisse.

Zunächst ist es notwendig, zwischen der Farbe des vollkommen reinen Wassers und zwischen der Eigenfarbe eines bestimmten tellurischen Gewässers genau zu unterscheiden.

Optisch leeres Wasser von vollkommener Durchsichtigkeit muß uns über tiefen Regionen vollkommen schwarz erscheinen; destilliertes Wasser hat in Schichten von 1—2 und mehr Meter Dicke eine schöne, natürliche, blaue Farbe: je durchsichtiger, desto blauer ist im allgemeinen das Wasser. Blau sind im allgemeinen die Quellseen, grüne Seen vor allem in humusarmen Gegenden, insbesondere im Kalkgebirge anzutreffen, braune Seen in humusreichen Gegenden, besonders im Urgebirge und in Moorgegenden (Breu). Als Faktoren, die eine Veränderung der reinblauen Wasserfarbe in Gelb, Grün, Rot und Braun bedingen, werden etwa folgende namhaft gemacht:

1. Tiefe des Wassers, 2. Farbe des Grundes, 3. Intensität des Himmelslichtes (Klarheit oder Bewölkung des Himmels), 4. Erhebung der Sonne über den Horizont, 5. Temperatur und Salzgehalt, welche den Brechungsindex des Wassers verändern, 6. Bewegung der Oberfläche, 7. Beschaffenheit, Größe und Menge der vom Wasser in der

Digitized by Google

Schwebe gehaltenen mineralischen oder vegetabilischen Körper (Algen) und Tiere.

Selbstverständlich sind diese Faktoren nicht in gleicher Weise an dem Zustandekommen einer bestimmten Wasserfarbe beteiligt; so sind z. B. nach neueren Untersuchungen (Valdivia) farblose, vollkommen gelöste Salze wohl ganz ohne Einfluß, während die Braun- oder Grünfärbung kleiner Seen vielfach durch die im Wasser gelösten Humussäuren verursacht werden soll, von denen schon ein geringer Zusatz genügt, um das Azurblau chemisch reinen Wassers in grüne, bei Mehrzusatz in braune Töne überzuführen. Ein intensives Kaffeebraun zeichnet z. B. die Wasserfarbe schottischer Seen aus. „Noch nirgends", schreibt Bachmann, „ist mir die Tatsache, daß die braunen Farbentöne der Seen ihren Ursprung in Humussäuren haben, so anschaulich vor Augen geführt worden, wie in Schottland."

Für uns ist jedenfalls die Färbung des Wassers durch pflanzliche und tierische Körper, speziell Planktonten, zunächst von Interesse, und die neueren Planktonuntersuchungen haben in der Tat gezeigt, daß zwischen der Qualität und Quantität des Planktons einerseits und der Farbe und Durchsichtigkeit des Wassers anderseits ein gewisser Parallelismus besteht, ohne daß aber in allen Fällen eine genaue Proportionalität zwischen ihnen zu bestehen braucht. „Man hat also," sagt Schott, „auf Grund der Ergebnisse der Valdivia-Expedition anzunehmen, daß zwar die Planktonvolumen von überwiegendem und maßgebendem Einfluß auf Farbe und Durchsichtigkeit sind, jedoch nicht deren einzige Ursache sein können." Zu dem gleichen Resultate kommen auch die Bearbeiter der Steenstrupschen Planktonproben, Ostenfeld und Paulsen.

Betrachten wir nun nach diesen Gesichtspunkten die Farbe unserer großen und kleinen Seen und Teiche und endlich die Farbe der Ozeane, so werden wir begreifen, warum gerade diejenigen Seen, welche wegen ihrer blauen Farbe berühmt sind, sich zumeist durch ihre erhebliche Größe, aber vor allem Tiefe und ihren geringen Planktongehalt auszeichnen; dabei liegen diese Seen auch gewöhnlich in südlicheren Breiten, denn auch für diese ist, wie später gezeigt werden soll, verhältnismäßige Planktonarmut denen des Nordens gegenüber charakteristisch. So bilden der wegen seines leuchtenden Blau berühmte, sonnige Gardasee, ferner der Genfersee, der Achensee u. v. a. nicht allein biologisch, sondern auch nach ihrer Farbe einen scharfen Gegensatz zu den seichten, mehr grünen und viel planktonreicheren Seen Schleswig-Holsteins.

Ähnlich verhalten sich die Meere. Schon Tyndall hat die Wasser-

Digitized by Google

farbe als „Farbe eines trüben Mediums aufgefaßt“ und diesbezügliche Untersuchungen im Winter 1870—71 auf seiner Heimreise von Gibraltar nach England angestellt, und Schütt verdanken wir den treffenden, oft zitierten Satz: „Blau ist die Wüstenfarbe des Meeres.“ In ihrer ganzen Schönheit zeigt sie sich im planktonarmen Mittelmeer und in der Sargassosee, sowie in unserer schönen, „blauen Adria“ zur Sommerszeit. Wenn dagegen, wie es nicht selten im Winter namentlich der Fall ist, reiches Diatomeenplankton in Küstennähe zu wuchern bebeginnt, pflegt alsbald eine Verfärbung ins Blaugrüne und Grüne einzutreten, Farben, die im Verein mit dem winterlichen hohen Seegang dem Südländer einen Begriff von dem wuchtig-ernsten Charakter nordischer Meere zu geben vermögen. Allein auch den Meeren höherer Breiten kann bisweilen ein schöner Sommertag freundlichere, blaue Töne, wenn auch nicht den vollen Glanz des Tropenmeeres verleihen. So schreibt z. B. Drygalski von den grönländischen Gewässern:

„Den Grundton der Meeresfarben müssen wir ... als ein tieferes Blau bezeichnen, dem Farbe I der Forelschen Skala recht gut entspricht. Wohl durch Beimengungen organischer Substanzen, wie es sich in einzelnen Fällen durch die gleichzeitigen Planktonfänge Dr. Vanhöffens mit Sicherheit erkennen ließ, wird diese tiefblaue Farbe in bläuliches Grün, Grün und dann in bräunliche Töne übergeführt. Besonders die Davisstraße war an bläulichen Nuanzen reich.“

Der Vollständigkeit wegen mag hier nur erwähnt sein, daß neben bestimmt gefärbtem Plankton auch Schlamm in typischer Weise die natürliche Wasserfarbe zu verändern vermag. So färbt der Amazonas das Meer auf weite Strecken hin kaffeebraun, vor dem Nildelta hat das Mittelmeer einen schmutzig gelblichgrünen Farbenton angenommen und das „Gelbe Meer“ verdankt seinen Namen den ungeheuren, vom Hoangho mitgeführten, gelben Schlammassen. Das „Purpurmeer“ Kaliforniens dagegen beherbergt zuzeiten massenhaft rotgefärbte Crustaceen, nach anderen Autoren Trichodesmien, das Persische Meer, auch „grünes Meer“ genannt, ist offenbar zuweilen von monotonem Phytoplankton grünlich gefärbt und den Namen des „Roten Meeres“ leitete man, wohl kaum

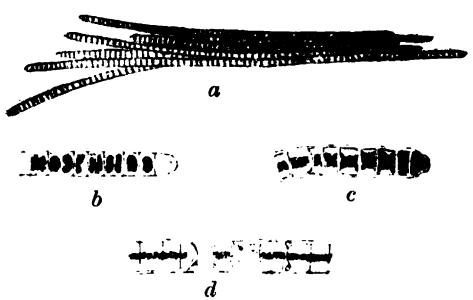


Fig. 32. *Trichodesmium erythraeum Ehrbg.* (Nach Wille.)

a ein in Auflösung begriffenes Bündel, *b—d* Fäden, stärker vergrößert, *c—d* Bildung von Vermehrungsakineten, *c* durch Verdicken und Spalten der Querwände, *d* durch Absterben der Zwischenzellen.

Digitized by Google

mit Recht, von einer seinerzeit dort zuerst gefundenen, aber auch anderweitig mitunter massenhaft vorkommenden Planktonalge ab, dem *Trichodesmium erythraeum* (Fig. 32). Schon Pomponius Mela erwähnt in seiner Schrift „de situ orbis" den roten Farbenton und nach ihm Strabo. Später wurde das Phänomen von Alfonso d'Albuquerque (um 1513) beobachtet und beschrieben. Die älteste wissenschaftliche Kunde über die Färbung des Roten Meeres aus unserer Zeit verdanken wir jedoch Ehrenberg, dem Entdecker des *Trichodesmium erythraeum* selbst (1823). Indessen soll nicht nur diese Art, sondern auch *Tr. thiebauti* (Fig. 33) Rotfärbung des Wassers bedingen. Auch die von Giesbrecht bearbeiteten Copepoden aus den oberflächlichen Schichten des Roten Meeres waren „nahezu durchweg nur stark rot gefärbt"; doch hat das wohl wenig zu bedeuten, da ich selbst zu eben dieser Zeit (im Hochsommer) im Golf von Suez nur fast farbloses Plankton fischte, dagegen in der Hochsee des östlichen Mittelmeeres auffallend viele hochrot gefärbte Planktonten verschiedenster Art sammeln konnte. Thoulet macht gar die roten Korallen für die Farbe des Roten Meeres verantwortlich. In jüngster Zeit scheint man dieses wunderliche Phänomen lediglich den Lichteffekten in diesem „sonnigsten Süden" zuzuschreiben.

a b

Fig. 33. *Trichodesmium thiebauti Gom.* (Nach Wille.)

„Im Roten Meer und Indischen Ozean fesselt vor allem der Farbenwechsel des Wassers. Bei klarer, ruhiger Luft erscheint die See dunkelveilchenblau, an den Untiefen grünlich, bei schwach bewölktem Himmel kornblumen- bis lichtblau, im Reflex dunkler Wolken blaugrau, marineblau bis tintenschwarz. Eine leichte Brise wirft grünliche Tinten dazwischen und im Reflex der Strahlen des Sonnenauf- und Unterganges glüht das Wasser wie flüssiges Kupfer." So schreibt Selenka in seinen „Sonnigen Welten". Und nicht minder anschaulich weiß Krämer das großartige Schauspiel zu schildern.

„Scharf umgrenzt in der zitternden Luft der Libyschen Wüste sinkt der goldrote Sonnenball und setzt den Abendhimmel in purpurne Glut. Im Osten das Sinaigebirge in rosafarbigem Schimmer, dazwischen die spiegelnde blaue See, im Widerglanz rot schimmernd, in seinen Schatten violett; was vermögen da die zerstreuten, gelbroten Fladen der Algen, die wenigen kümmerlichen Korallenriffe der Ostküste oder gar die verhältnismäßig große Zahl von roten Copepoden . . . gegen die Großartigkeit des Wüstenlichtes, welches nur an den Polen, wenn auch nicht an Tinten, so doch im Spiele des Lichtes übertroffen wird."

Digitized by Google

Trotzdem ist nicht zu zweifeln, daß massenhaft auftretende Schizophyceen und auch andere Planktonten die Farbe des Meeres zu beeinflussen vermögen.

Schon Kapitän Cook scheint auf seinen ersten Reisen (1768, 1770) solche durch *Trichodesmium* hervorgerufene Verfärbungen des Seewassers gesehen zu haben, ebenso Kotzebue auf seiner Reise von Teneriffa nach Brasilien (1815). Weiters berichtet Darwin in seinem Reisewerk, daß er bei den Abrolhosinseln lange Streifen von *Trichodesmium* gesehen habe, und Frauenfeld fand auf der Novarareise (1857—59) von dieser Alge hell-lehmgelb gefärbte „Sägespäne-See". Nach Reinsch bildet der aus *Trichodesmium hildenbrandti f. atlantica* bestehende sog. „Passatstaub" im südlichen Atlantik schwefelgelbe Streifen.

Lange, blutrote Streifen, die am 3. Juni 1845 an der portugiesischen Küste in der Nähe der Tajomündung auftraten, sind nach Montague auf Massenwucherungen einer Alge, *Dunaliella salina* (Fig. 34), zurückzuführen, wovon 40000 Individuen auf 1 qmm Seefläche kommen können, während in der Ostsee eine eigenartige, oft graugelbe oder grüne Färbung durch *Nodularia* (Fig. 35) und *Aphanizomenon flos aquae* (Fig. 36) u. a. als „Wasserblüte" auftretende Algen hervorgerufen wird. Eine Chlorophycee, *Diselmis* (= *Sphaerella?*) *marina*, färbte am 3. März 1840 das Wasser im Hafen von Cette intensiv grün.

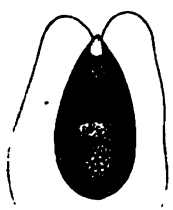


Fig. 34.
Dunaliella salina Dunal.
(Nach Hamburger.)

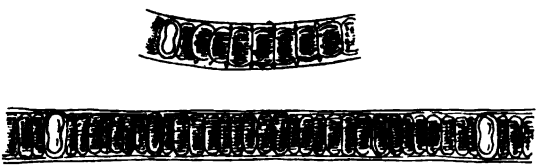


Fig. 35. *Nodularia spumigena Mertens.*
(Nach Bornet und Thuret aus Wille.)

Fig. 36. *Aphanizomenon flos aquae (L.) Ralfs.*
(Nach Kützing aus Wille.)

Monotones Peridineenplankton bedingt zumeist eine rote oder braune Verfärbung des Wassers. Carter bezeichnet *Peridinium sanguineum* als die Ursache des roten Küstenwassers bei Bombay, Whitelegge *Glenodinium rubrum* als den Urheber einer ähnlichen Erscheinung, die 1891 bei Australien beobachtet wurde. Im Jahre 1898

Digitized by Google

entdeckte Mead eine Art derselben Gattung in dem „red-water" der Narragansett-Bay (in Mass. U. S. A.). Nishikawa endlich, dem wir diese Daten entnehmen, sieht in einer *Gonyaulax*-Art die Ursache der „red-tide" an den japanischen Küsten (s. auch Kap. X).

Von besonderer Bedeutung für die Rotfärbung der See sind jedenfalls Crustaceen aller Art, vorzüglich aber Copepodenschwärme, die als Rothäsung (Rödaat) den norwegischen Heringsfischern, als „boët rouge" den bretonischen Sardinenfischern wohlbekannt sind.

Brady erwähnt, daß während der Challenger-Expedition oft meilenweite Bänder von solchen Copepodenschwärmen angetroffen wurden, und Krümmel berichtet über ein Zusammentreffen mit einem solchen während der Plankton-Expedition am äußeren Rande des Labradorstromes. „Wir sind hier auf einen sog. Tierstrom gestoßen, den wir in einer Strecke von 50—70 Seemeilen durchfahren haben. Die ganze Masse, die in Form braunroter Wolken an der Oberfläche sichtbar wurde, bestand wesentlich aus einer im Norden sehr gemeinen Copepodenart, dem *Calanus finmarchicus*." (Fig. 37.)

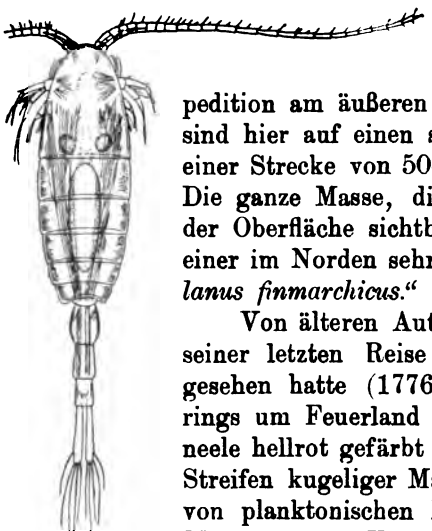


Fig. 37. *Calanus finmarchicus (Gunner)* ♂. (N. G. O. Sars.)

Von älteren Autoren erwähnen wir Cook, der auf seiner letzten Reise in der Südsee viele rote Krebse gesehen hatte (1776), ferner Darwin, der das Meer rings um Feuerland durch eine Art einer großen Garneele hellrot gefärbt fand, während die dunkelgelblichen Streifen kugeliger Massen bei den Galapagosinseln wohl von planktonischen Eiern und eine rote Trübung des Meeres an der Küste von Chile von den Larven irgendeines Weichtieres herrühren mochte.

An der lappländischen Küste halten sich gewisse Blauwale in der Nähe planktonischer Kruster auf (*Boreophausia-*, *Thysanoëssa-*, *Parathemisto*-Arten u. a.), die den Fischern als „Kriel" wohlbekannt sind. Als Goebel in den Jahren 1883 und 1884 vom Mai bis September sehr erfolgreich Blauwalformen sehr nahe der Küste jagte, fand er sie inmitten oder in der Nähe von Krielmassen, welche im weitesten Umkreise das Meer rosafärbend, einen wahren Brei bildeten, in dem die Schiffsschraube wie in Butter arbeitete (Linko). Ein milchiges Aussehen verleiht weiters ein Copepode, *Eurytemora affinis*, dem Brackwasser der Elbe (Timm). Auch Würmer können eine ähnliche Trübung des Wassers bedingen; so soll nach Collin die See bei den Samoainseln zur

Digitized by Google

Palolozeit durch die massenhafte Ausstoßung der Eier und des Sperma weithin grünlich- und weißlichtrübe gefärbt erscheinen.

Auch Tunicatenschwärme können das Wasser verfärben. Hier einige Beispiele: Forbes beobachtete an der Nordküste Schottlands rote Wolken im Meere; sie bestanden ausschließlich aus Appendicularien. Auch Quoy und Gaimard berichten (1833), daß eine *Oicopleura*, die sie in der Algoabucht fanden, das Meer rotbraun erglänzen ließ.

Während der Valdivia-Expedition konnte man nach Apstein an der Westküste Südafrikas „vom Schiffe aus eine gelbgrüne Wolke sehen, die etwas länger als das Schiff war (ca. 100 m), aber an der breitesten Stelle höchstens halb so breit. Die Wolke bestand aus *Salpa flagellifera*, die hier an dem Westrande des Benguelastromes sich angesammelt hatten."

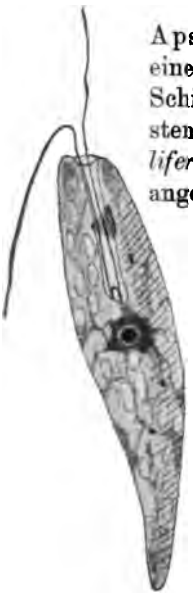


Fig. 38. *Eutreptia lanowi Steuer.* (Original.)

In der nördlichen Adria fand Graeffe einmal im Juni Echinodermenlarven (von *Echinocardium mediterraneum*) in so großer Zahl, „daß große rote Streifen die Meeresfläche bedeckten"; ein andermal wurde im November, eine Seemeile von der Küste zwischen Triest und Miramar, ein Schwarm einer *Mysis*-Art beobachtet, „der die See weithin rot färbte." Intensive Grünfärbung beobachtete ich einige Male und zwar gewöhnlich zu Anfang des Sommers im „Canal grande" von Triest, hervorgerufen durch Massenproduktion einer marinen Euglenoide, *Eutreptia lanowi* (Fig. 38). Auffallend ist jedenfalls bei den durch Planktonorganismen hervorgerufenen Verfärbungen des Seewassers, daß das Phänomen in der Mehrzahl der Fälle an die Küste gebunden ist. Die häufigste Farbe ist rot, am spärlichsten treten durch grüne Organismen bedingte Verfärbungen auf.

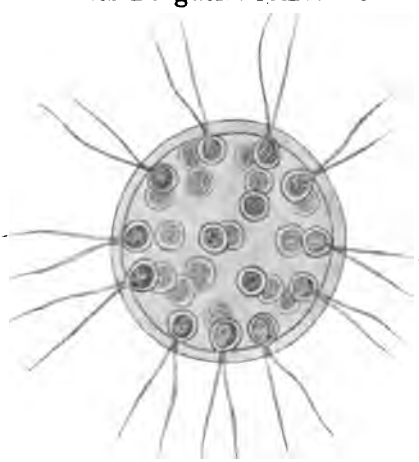


Fig. 39. *Eudorina elegans Ehrenbg.* (Nach Lemmermann.)

Auch in Teichen und Seen wird die natürliche Farbe des Wassers bisweilen durch plötzlich massenhaft auftretende Planktonten verändert. So wird Grünfärbung u. a. hervorgerufen durch:

Digitized by Google

Richteriella botryoides, Protococcus botryoides, Scenedesmus quadricauda, Cartesia cordiformis, Pandorina morum, Eudorina (Fig. 39) und *Volvox* (Fig. 40), durch *Chlamidomonas, Phaeotus* und *Euglena*, ferner durch die Desmidiaceen *Cosmarium silesiacum* und *Polyedrium trigonum*, endlich sehr häufig durch die Schizophycee *Clathrocystis aeruginosa* (Fig. 41). Reines *Dinobryon*-Plankton (Fig. 42) bedingt einen grüngelblichen Farbenton, gelbgrünlich fand Klunzinger das Wasser im Loppiosee (bei Riva) verfärbt von einer Diatomee, *Synedra acus*, während eine andere Diatomee, *Diatoma tenue var. elongatum*, den Heidesee bei Plön lehmgelb zu färben vermag. Im Züricher See gibt *Tabellaria fenestrata* (Fig. 43) dem Wasser einen gelbbraunen Farbenton.

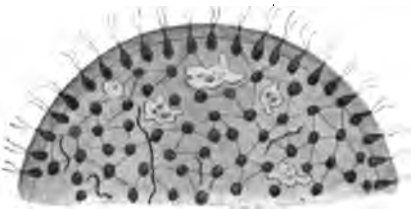


Fig. 40. *Volvox minor* Stein mit Amoeben und Fadenbakterien. (Nach Molisch.)

Fig. 41. *Clathrocystis aeruginosa* (*Kütz.*) *Henfr.* (Nach Kirchner aus Wille.)

Rotfärbung bedingen u. a. die Schwefelbakterie *Pseudomonas* (*Chromatium*) *okeni*, ferner *Euglena sanguinea* und *Astasia haematodes*. Klunzinger fand einen See bei Stuttgart bräunlich bis rostrot gefärbt von einem *Cera-*

Fig. 42. *Dinobryon sertularia Ehrbg.* (N. Stein.)

a *b*

Fig. 43. *Tabellaria fenestrata Kg.* (Nach Kirchner.)
a Gürtelseite, *b* Schalenseite.

Fig. 44. *Oscillatoria rubescens D.C.* (Nach Kützing.)

tium, Lozeron den Zürichsee bisweilen rotbraun von der im Plankton prädominierenden *Oscillatoria rubescens* (Fig. 44). Von der Bevölkerung wird diese oft blutrote, durch diese Spaltalge bedingte Seenfärbung als das Auftreten des „Burgunderblutes" bezeichnet. Kürzlich wurde sie auch in einem See des Trentino in großen Mengen von Largaiolli aufgefunden.

Weiters können noch Daphnia-Arten, ferner *Cyclops strenuus* und einige *Diaptomus*-Arten, wenn sie in großen Mengen auftreten, die oberflächlichen Wasserschichten röten (namentlich im Winter, im

Digitized by Google

Hochgebirge und im hohen Norden), und Zacharias berichtet von einer roten Wassermilbe (*Diplodontus despiciens*), die in einer Bucht des ehemaligen salzigen Sees bei Halle a. S. in solch außerordentlicher Anzahl angesammelt war, „daß das Wasser längs des Ufers auf weite Strecken hin hochrot aussah."

Selbst der Eisdecke, die im Winter unsere Seen und Teiche bedeckt, vermag unter Umständen das in ihr eingefrorene Plankton eine typische Färbung zu verleihen. Wesenberg-Lund fand im Winter 1894—95 das Eis in einer Bucht des Schlosses von Frederiksborg braunschwarz gefärbt von Unmengen von Dauereiern eines Rädertieres, *Brachionus pala*, die zusammen mit Ephippien und Statoblasten im Eis eingefroren waren. Ein Eisstück wurde im Laboratorium zum Auftauen gebracht, und in 2—3 Tagen waren die Rädertiere aus den Eiern ausgeschlüpft.

Der innige Zusammenhang zwischen Planktonproduktion und Wasserfarbe läßt sich sehr schön in den baltischen Seen verfolgen. Das im Vorfrühling sehr klare, planktonarme Wasser nimmt gegen den Mai zu einen gelblichbraunen Farbenton an wegen der nun massenhaft wuchernden Diatomeen. Im Sommer wird ein Teil der Seen grün oder blaugrün wegen der nun dort sich entfaltenden blaugrünen Algenflora. Ein Teil der Seen bleibt gelbbraun, aber diese Farbe wird nun nicht mehr durch ein Diatomeenmaximum bedingt, sondern ausschließlich durch Ceratien, die über Sommer die Spaltalgen vertreten. Erst im Herbst ist die gelbbraune Färbung der Seen eine allgemeine und diese wird durchgehends durch das zweite oder Herbstmaximum der Diatomeen bedingt.

Im Spätherbst beginnt sich dann das Wasser im Zusammenhang mit der zunehmenden Verarmung des Planktons zu klären (Wesenberg-Lund).

Seen von blaugrüner Planktonfarbe überziehen sich an windstillen Sommertagen bisweilen mit einem ebenso gefärbten Schleier. Wir werden uns mit dieser als „Wasserblüte"[1]) allbekannten Erscheinung noch später wiederholt zu beschäftigen haben. Während die früher besprochene, durch Planktonten bedingte Verfärbung des Wassers auch zur gleichen Zeit durch mehrere Planktonarten hervorgerufen werden kann („Vegetationsfärbung" dann genannt), von denen aber immerhin eine mehr oder weniger vorherrschen kann, erweist sich die Wasserblüte als aus winzigen Algen fast ausnahmslos einer

1) Früher weniger treffend „Seenblüte" genannt, weil sie nicht nur auf Seen vorkommt, sondern auch in Teichen, Flüssen (z. B auf der Havel) und im Meere.

Digitized by Google

Art bestehend (Algenwasserblüte). Vermöge ihres geringen spezifischen Gewichts emporgetrieben, halten sich diese Algen bei ruhigem Wetter stets oben und lassen sich dadurch auch leicht von den übrigen Planktonorganismen sondern bzw. wie Rahm abschöpfen.

Die Wasserblüte bildenden Algen gehören hauptsächlich den Blaualgen (Schizophyceen) an, und zwar den Familien der Rivulariaceen (so *Rivularia echinulata*), Nostocaceen (*Anabaena*-Arten), Oscillatoriaceen (*O. rubescens*, Fig. 44) und der Chroococcaceen (besonders *Clathrocystis aeruginosa*, Fig. 41).

Die Grünalgen (Chlorophyceen) sind mehr gleichmäßig in den Gewässern verteilt; zu den nur an der Oberfläche schwebenden Arten gehört *Botryococcus brauni*, der in den norddeutschen Seen bei massenhaftem Vorkommen eine Wasserblüte bildet.

Über die goldglänzende Wasserblüte eines Flagellaten, *Chromophyton rosanoffi* wird später (Kap. IV. 5) Näheres mitgeteilt.

Im Zürichsee sollen es die zuweilen im Herbst massenhaft an der Oberfläche erscheinenden Ephippien einer Cladocere, *Daphnia cucculata*, sein, die das Wasser weithin wie mit einem feinen, glänzenden Staub bedeckt erscheinen lassen (Lozeron). Wir hätten hier den seltenen Fall einer durch tierische Planktonten verursachten Wasserblüte. An demselben See sollen weiters im Herbst „Milliarden kleiner Krebstierchen" ein wunderbares Irisieren der Wasseroberfläche hervorrufen; dieselbe Erscheinung zeigt die Ölschicht, die von zersetzten Planktonten herrührt (Schröter).

Eine gelbliche Pollenwasserblüte kann von den Pollen der Windblütler (Coniferen, Erlen und Betulaceen) erzeugt werden, die den sog. Schwefelregen erzeugen. Diese Pollenwasserblüte ist häufiger anzutreffen als man meint. Kirchner gibt für die Wasserblüte des Bodensees Pollen von Coniferen, hauptsächlich *Picea excelsa*, an, und nach Green wird die ganze Oberfläche der großen kanadischen Seen nicht selten von einem dicken Schaum von Kieferpollen bedeckt (Potonié).

Verschieden von der Wasserblüte, aber auch eine gewisse Färbung der Wasseroberfläche bedingend, ist endlich die Bildung von Fladen und Watten, wie sie z. B. Apstein beschreibt. Sie haben meist eine schmutzigbraune Farbe, sehen oft fast wie Exkremente aus und bestehen bisweilen ganz aus Kieselalgen, die zur warmen Jahreszeit in solchen Mengen vom Grunde an die Oberfläche getrieben werden.

Auch im Meere sind Wasserblüten beobachtet worden, doch meist in schwachsalzigem Wasser (Ostsee, Finnischer Meerbusen), hervorgerufen von denselben Arten, die auch im süßen Wasser die zarten

Digitized by Google

Algenschleier erzeugen (*Aphanizomenon* und *Rivularia*). Auch die schon erwähnte Sägespänesee oder den Passatstaub (von Seeleuten wohl auch Walfischblut genannt oder als Fischlaich gedeutet) werden wir vielleicht den marinen Wasserblüten zuzurechnen haben.

Literatur.

1. Amberg, O. Limnolog. Untersuchungen des Vierwaldstättersees. Phys. Teil I. Opt. und therm. Unters. Festschr. z. Jubiläumsfeier des 50jähr. Best. d. Naturf. Ges. Luzern. Luzern 1905.
2. Apstein, C. (s. p. 7 Nr. 1).
3. Apstein, C. Salpen d. deutsch. Tiefsee-Exp. Wiss. Ergebn. d. d. Tiefsee-Exp. Bd. 12. Lfrg. 3. 1906.
4. Aufseß, O. v. Die Farbe der Seen. Münchner Inaug.-Diss. 1903 und Annal. d. Physik. 4. F. Bd. 13. 1904.
5. Bachmann, H. (s. p. 17 Nr. 2).
6. Brady, G. St. Report on the Copepoda coll. by „Challenger". Rep. Challenger. Bd. 8. P. 23. 1883.
7. Breu, G. Farbe und Farbenerscheinungen am Königssee. Z. f. Gewässerkunde. Bd. 8. 1905—1906.
8. Burckhardt, G. (s. p. 71 Nr. 6).
9. Collin, A. (s. bei Krämer, A.).
10. Darwin, C. Reise eines Naturforschers um die Welt. Übers. von Carus. Stuttgart, Schweizerbart, 1875.
11. Drygalski, E. v. Z. Bestimmung der Meeresfarbe. Peterm. Mitt. Bd. 38. 1892.
12. Drygalski, E. v. Grönland-Expedition. Berlin, W. H Kühl, 1897.
13. Forel, F. A. (s. p. 8 Nr. 10).
14. Frauenfeld, G. v. Über die sogenannte Sägspänsee. Zool. bot. Ges. Bd. 12. Wien 1862.
15. Frisoni, A. Di un nuovo metodo proposto per la misura della colorazione delle acque. Riv. Geogr. Ital. Bd. 15. 1908.
16. Garbini, A. (s. p. 71 Nr. 18).
17. Giesbrecht, W. Über pelag. Copep. d. Roten Meeres . . . Zool. Jahrb. Syst. Bd. 9. 1896.
18. Graeffe, Ed. Übersicht d. Seetierfauna d. Golfes v. Triest. I—X. Arbeiten a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien. Bd. 3, 4, 6, 7, 13, 14, 15. 1881—1905.
19. Huber, G. (s. p. 72 Nr. 23).
20. Kirchner, O. in: Schröter, C. u. Kirchner, O. Die Vegetation des Bodensees. Bodenseeforschungen. 9. Lindau 1896.
21. Klunzinger, C. B. Ü. d. physikal., chemisch. u. biolog. Ursachen d. Farben unserer Gewässer. Jahresh. Verein. f. vaterl. Naturkunde in Württemberg. Jhg. 57. Stuttgart 1901.
22. Krämer, A. Ü. d. Bau der Korallenriffe. Kiel u. Leipzig, Lipsius u. Tischer, 1897 (mit Anhang: Collin, A. Über den Palolowurm).
23. Krümmel, O. Geophysikal. Beobachtungen. Ergebn. d. Plankton-Exped. Bd. 1. 1895.
24. Krümmel, O. (s. p. 17 Nr. 10).
25. Largaiolli, V. L'oscillatoria rubescens nel Trentino. Tridentum. Bd. 5 Trento 1902.

Digitized by Google

26. Linko, A. Plankton des Barentsmeeres. Komitee für Unterstützung d. Küstenbevölkerung d. russischen Nordens. St. Petersburg. 1904.
27. Lorenz, J. v. (s. p. 17 Nr. 13).
28. Lozeron, H. La répartition verticale du plancton dans le Lac de Zurich. Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. Zürich. Jhg. 47. 1902.
29. Nishikawa, T. Gonyaulax and the discolored water in the Bay of Agu. Annotationes japon. Bd. 4. Tokyo 1901.
30. Ostenfeld, C. H. og Paulsen. Planktonprover fra Nord Atl. af ... Steenstrup. Meddelelser om Gronland. Bd. 26. 1904.
31. Potonié, H. Sogenannter Schwefelregen, d. h. Pollenregen. Naturw. Wochenschrift. N. F. Bd. 6. Nr. 25. 1907.
32. Reinsch, P. F. Die Zusammensetzung des „Passatstaubes" auf dem südl. Atlant. Ozean. Flora. 1904.
33. Schott, G. Ozeanographie u. maritime Meteorologie. Wissensch. Ergebn. d. deutsch. Tiefsee-Exped. 1. Bd. 1902.
34. Schröter, C. Notiz über Farbenspektren auf Seen („Iris"). Intern. Revue d. ges. Hydrobiol. Bd. 1. 1908.
35. Steuer, A. Ü. e. Euglenoide (Eutreptia) a. d. Canale grande v. Triest. Arch. f. Protistenk. Bd. 3. 1903.
36. Thoulet, S. Étalonnage d'une lunette colorimétrique marine pour S. A. S. le Prince de Monaco. Bull. Mus. Oc. Monaco Nr. 38. 1905.
37. Timm, R. Hamburg. Elbuntersuchungen. VI, VII. Mittlgn. des Naturh. Mus. Hamburg. Bd. 20. 22. 1903, 1905.
38. Ule, W. Die Bestimmung der Wasserfarbe in den Seen. Petermanns Mitt. Bd. 38. 1892.
39. Ule, W. Beitrag zur Instrumentenkunde auf d. Gebiete d. Seenforschung. Petermanns Mittlgn. Bd. 40. 1894.
40. Wesenberg-Lund, C. (s. p. 17 Nr. 19).
41. Wesenberg-Lund, C. (s. p. 84 Nr. 23).
42. Zacharias, O. Über Grün-, Gelb- und Rotfärbung der Gewässer durch die Anwesenheit mikroskopischer Organismen. Forschungsber. Plön. Bd. 10. 1903.

6. Der Geruch des Wassers.

Whipple hat die verschiedenen Gerüche der Seen genauer untersucht und unterscheidet:

a) einen aromatischen Geruch;
b) einen Fischgeruch;
c) einen Grasgeruch.

Mez nimmt folgende Abstufungen an:

geruchlos	fischartig	faul
dumpfig	moderig	stinkend faul.

Der Geruch des Wassers stammt offenbar, wenn wir von den Abwässern absehen, in vielen Fällen von den abgestorbenen Planktonorganismen und wird sich daher während und namentlich kurz nach dem Produktionsmaximum des Planktons am auffallendsten bemerkbar

Digitized by Google

machen; in den meisten Fällen wird es sich dabei um Phytoplankton handeln, hauptsächlich um grüne, „Wasserblüten" bildende Formen. Die Schizophyceen insbesondere sollen sich durch einen „grassy odor" auszeichnen, den Geruch von *Clathrocystis* (Fig. 41) nennt Whipple „sweet grassy", angenehm grasartig. Der Geruch dieser Alge ist an den Altwässern der Donau bei Wien alljährlich im Herbst, während und nach der „Wasserblüte" wahrzunehmen, die durch ein Produktionsmaximum eben dieser Blaualge hervorgerufen wird. Ich möchte ihn aber eher als Fischgeruch bezeichnen; Amberg nennt ihn nach seinen Untersuchungen im Katzensee „fischartig und moderig". „Eine Planktonprobe mit Clathrocystis riecht schon nach einem Tag deutlich nach Merkaptan." Wille nennt den Geruch verwesender *Clathrocystis-* und *Polycystis*-Arten einfach einen „abscheulichen Gestank".

Verschieden von dem des Süßwassers ist der Geruch des Seewassers, wohl auch größtenteils bedingt durch die in Zersetzung übergehenden, organischen Stoffe; er ist an der Küste intensiver als auf hoher See, vielleicht auch am Meeresgrunde stärker als an der Oberfläche. Wasserproben, die während der Pola-Expedition dicht über dem Meeresboden entnommen waren, verrieten ihren Gehalt an Kohlenwasserstoff oft schon durch einen petroleumartigen Geruch.

Nach Fuchs soll das Meer im Indischen Ozean bisweilen infolge der großen Anhäufung von Oscillatorien einen sumpfartigen Geruch annehmen. C. F. A. Schneider berichtet, daß von dem *Trichodesmium erythraeum* (Fig. 32) der Javasee und aus dem Molukkischen Archipel in der Kajüte „schon eine kleine Menge der Substanz einen durchdringenden, doch nicht unangenehmen Geruch, an jenen des Heues erinnernd", verbreitete.

Unter den Planktonflagellaten soll eine *Peridinium*-Art im Herbst des Jahres 1898 an der amerikanischen Küste in der Nähe von Rhode Island in Massen aufgetreten sein, und die an der Oberfläche flottierenden, absterbenden Individuen sollen sich weithin durch ihren Geruch bemerkbar gemacht haben.

Im Herbste des folgenden Jahres 1899 und im Jahre 1900 traten in japanischen Häfen tief bräunlichgelbe Wolken von *Gonyaulax polygramma* auf, die einen unangenehmen Geruch verbreiteten, ähnlich dem der Algen, „wenn sie in großer Menge gesammelt werden". Ließ der (schon früher genannte) Beobachter Nishikawa das verfärbte Wasser in einem Glase über eine Woche ruhig stehen, so begann es nach Schwefelwasserstoff zu riechen.

Von angenehmerem Geruch des Seewassers weiß Teodoresco zu berichten: eine rote Volvocacee, nämlich die uns schon bekannte

Digitized by Google

Dunaliella salina (Fig. 34) soll, wo sie in größerer Menge vorkommt, einen herrlichen Veilchenduft entsenden.

Nach Dittrich sollen Quoy und Gaymard angeblich „beim Vorhandensein vieler Meeresleuchttiere“ einen starken Ozongeruch verspürt haben.

Diese wenigen, zum Teil recht zweifelhaften Angaben zeigen, wie schlecht wir noch über den Geruch des Wassers orientiert sind, zu dessen Feststellung wir auf das am schlechtesten ausgebildete unserer Sinnesorgane angewiesen sind. Ich habe die Empfindung, daß der typische „Meergeruch“ auf der Nordsee intensiver ist als z. B. im Mittelmeer, was sich vielleicht mit dem Planktonreichtum der nordischen Meere in Zusammenhang bringen ließe. Jedenfalls wäre die Aufzeichnung gelegentlicher Beobachtungen nicht überflüssig; es wäre möglich, daß namentlich an den Stellen lebhafter vertikaler Wasserströmungen der „Meergeruch“ intensiver ist als anderswo. Puff bringt nämlich den sogenannten Korallengeruch, d. h. den Geruch sich zersetzender Meeresorganismen mit dem Auftreten kalten Auftriebwassers in Zusammenhang, durch das Organismen tieferer Wasserschichten in größeren Mengen an die Oberfläche emporgewirbelt werden und hier rasch zugrunde gehen.

Schließlich mag nicht unerwähnt bleiben, daß das Meerwasser den in Zersetzung begriffenen Planktonten vielfach nicht nur seinen Geruch verdankt, sondern wohl auch stellenweise seine klebrige, fettige Eigenschaft. Im Gegensatz zum Süßwasser ist es bei Berührung mit unserer Haut durch eine sehr bemerkbare Weichheit ausgezeichnet.

„Taches d'huile“ nennt man in der französischen Schweiz glatte, schimmernde, stille Wasserstellen auf dem sonst schwach gekräuselten See. Sie entstehen wahrscheinlich durch das Öl, welches während des Verwesungsprozesses organischen Materiales, wohl zumeist des Planktons, frei wird; dieses „Planktonöl“ steigt empor und breitet sich an der Oberfläche aus. Auch die Schaumstreifen an der Meeresküste hat man mit dem Planktonöl in ursächlichen Zusammenhang gebracht. Vielleicht gibt, wie Wesenberg-Lund vermutet, das Planktonöl den Wellen die Fähigkeit, während sie sich brechen, Luftblasen zu bilden und so die Entstehung des Schaumes zu bedingen; der reine, ganz weiße Schaum ist für die Wellenkämme des Meeres durchaus charakteristisch. Ob indessen die Mengen von Fetten aus zerstörtem Plankton, die mit den Alkalien des Seewassers verseift werden, oder ob die gelösten Salze allein diese Schaumbildung begünstigen, bedarf nach Krümmel noch einer näheren Feststellung.

Digitized by Google

Literatur.

1. Amberg, O. (s. p. 46 Nr. 1).
2. Dittrich, R. Über das Leuchten d. Tiere. Wissensch. Beilage z. Programm d. Realgymnasiums am Zwinger zu Breslau. 1888.
3. Fuchs, Th. Über die pelagische Flora und Fauna. Verh. d. k. k. geolog. Reichsanstalt. Wien 1882.
4. Krümmel, O. (s. p. 17 Nr. 10).
5. Mez, C. Mikroskopische Wasseranalyse. Berlin, Springer, 1898.
6. Nishikawa, T. (s. p. 98 Nr 29).
7. Puff, A. Das Auftriebwasser. Inaug.-Diss. Marburg 1890.
8. Quoy et Gaimard. Observations sur quelques Mollusques et Zoophytes envisagés comme causes de la phosphorescence de la mer. Ann. Sc. nat. Zoolog. 1824. Bd. 4.
9. Schneider, C. F. A. Mitteilung über die gelben und grünen Streifen in dem Meere von Java . . . Lotos. Prag 1875. (Naturk. Tijdschrift voor nederl. Indie. Bd. 33. 1873.)
10. Steuer, A. Die Entomostrakenfauna d. alten Donau bei Wien. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 15. 1901.
11. Teodoresco, E. C. Organisation et développement du Dunaliella, nouveau genre de Volvocacée-Polyblépharidée. Beih. Bot. Cbl. Bd. 18. 1905.
12. Wesenberg-Lund, C. (s. p. 84 Nr. 23).
13. Whipple, G. C. The microscopy of drinking water. New York and London 1899.
14. Wille, N. Schizophyceen. Nord. Plankton. 2. Lfrg. XX. 1903.

7. Die Druckverhältnisse des Wassers.

Der Druck, unter dem die Oberfläche der Seen und Meere unserer Erde steht, beträgt eine Atmosphäre; er ist gleich dem Drucke einer Wassersäule von 10 m Höhe und wächst demnach in vertikaler Richtung mit je 10 m Tiefe um eine Atmosphäre. Der mit der Tiefe wachsende Druck würde, so meinte man früher, in größeren Tiefen jedes Leben unmöglich machen, indem die Organismen einfach zermalmt würden. Das wäre in der Tat der Fall, wenn die Tiefseeorganismen selbst nicht in ihren Körperhöhlen und Geweben von Wasser der gleichen Dichtigkeit erfüllt wären, so daß Druck und Gegendruck sich überall ausgleichen.

Eine ungeahnt rasche Anpassungsfähigkeit an veränderte Druckverhältnisse gestattet sogar nicht wenigen Planktonten eine recht ausgedehnte Verbreitung in vertikaler Richtung und ermöglicht ihnen außerdem, beliebig große vertikale Wanderungen in kurzer Zeit auszuführen. Nur so ist es möglich, daß selbst zarte Planktonten noch lebend aus Tiefen von mehreren Tausend Metern emporgebracht werden können. Chun schreibt z. B. über einen Schließnetzfang aus 5000 bis 4000 m: „Obwohl diese Organismen dem gewaltigen Druck von 500 Atmosphären ausgesetzt sind, so zeigten sie sich doch in

Digitized by Google

ihrer Struktur wohlerhalten. Wir müssen allerdings bedenken, daß ja dieser Druck nicht einseitig wie zwischen zwei Walzen wirkt, sondern daß er sich nach bekannten Gesetzen im Wasser allseitig verteilt. Der einzelne Organismus gleicht gewissermaßen einem einzigen Wassertröpfchen, das, wie wir wissen, bei so hohem Druck eine kaum nachweisbare Kompression erleidet." Überdies suchte man diese verschiedene Empfindlichkeit der Tiere gegen gesteigerten Druck auch experimentell festzustellen und kam dabei zu dem Resultate, daß z. B. Mollusken erst bei einem Druck von 600 Atmosphären lethargisch wurden. Copepoden schienen schon 200 Atmosphären Druck zu empfinden, wurden bei 600 Atmosphären starr und scheinbar leblos, erholten sich aber bald wieder, wenn sie in normale Lebensbedingungen zurückgebracht wurden. Nun wissen wir allerdings, daß gewisse Copepoden noch in weit größere Tiefen mit entsprechend höherem Druck schadlos hinabzusteigen vermögen, und es mögen daher Artverschiedenheiten und Luftmangel bei den Tierexperimenten Ursache sein, daß sie einen nicht noch stärkeren Druck auszuhalten vermochten.

Indessen gibt es ohne Zweifel auch Tiefseeformen, die gegen Druckverschiedenheiten sehr empfindlich sind. „Zarte Tiefseeorganismen, die Gasblasen enthielten, können buchstäblich zerfetzt an die Oberfläche gelangen; aber auch da, wo keine luftführenden Räume sich finden, kommen umfangreiche Zerreißungen vor, wenn die Gewebe den raschen Druckverschiedenheiten nicht schnell genug zu folgen vermögen." (Seeliger.)

Namentlich bei Tiefseefischen ist es eine bekannte Tatsache, daß sie zuweilen mit aufgeblähtem Körper, gesträubten Schuppen, vorgetretenen Augen und umgestülptem Schlund und Enddarm an der Oberfläche erscheinen (der „Blast" oder die „Trommelsucht" der Tiefsee-Coregonen z. B.). Doch wirken bezeichnenderweise nur bei jenen bathypelagischen Fischen die Druckdifferenzen tödlich, die eine Schwimmblase besitzen. (Brauer u. a.) Daß selbst die planktonischen Fischeier solchen Druckdifferenzen angepaßt sind, geht aus folgender Bemerkung Nüsslins hervor: Die Eier der pelagisch laichenden Blaufelchen, die in Tiefen bis zu 250 m absinken, sind dem hohen Druck (bis zu 24 Atmosphären) durch ihre festeren Schalen angepaßt, während die größeren, dünnschaligeren Eier der Gangfische nur an den flachen Ufern des Bodensees abgesetzt werden.

Daß gefangene Tiefseetiere, wenn sie überhaupt noch lebend aufkommen, so rasch absterben, dürfte überdies weniger in dem veränderten Druck als vielmehr in der für sie zu hohen Temperatur des Oberflächenwassers begründet sein. Der Fürst von Monaco erzählt,

Digitized by Google

daß, während im Verhältnis zu der großen Zahl der unter seinen Augen aus der Tiefe des Atlantischen Ozeans heraufgebrachten Tiere nur wenige aus Tiefen von höchstens 1400 m kommende Individuen noch einen Schimmer von Leben zeigten, der sogleich erlosch, im Mittelmeer die meisten, welche er aus Tiefen bis zu 1650 m emporzog, in voller Kraft in seine Hände kamen.

Derselbe Forscher beobachtete, „daß zahlreiche Arten im Mittelmeere ein rasches Aufsteigen durch Schichten, in welchen der Druck von 160 bis auf 5 Atmosphären abnimmt, ohne physiologische Störungen schwerer Natur ertragen, und daß sie sich ebensogut ohne bemerkenswerte Veränderungen in entgegengesetzter Richtung aus der Litoralzone in die Tiefe verbreitet haben." Nun haben wir aber gehört, daß die Tiefseetemperatur im Mittelmeer gegenüber der des Atlantik sehr hoch ist (13 gegen ca. 3° C) und aus dieser Anpassung an gleichmäßiger warmes Wasser glaubt Monaco die größere Lebenszähigkeit der erbeuteten mediterranen Tiefseetiere ableiten zu können.

Auch Chun hat wiederholt die größere Bedeutung der Temperatur gegenüber den Druckdifferenzen für die Tiefseefauna hervorgehoben, und es wurden daher auch während der Valdivia-Expedition jene Tiefseeformen, die man längere Zeit im Leben beobachten wollte, vor allem in gekühltes Wasser gesetzt.

Literatur.

1. Brauer, A. (s. p. 84 Nr. 3).
2. Chun, C. (s. p. 17 Nr. 4).
3. Monaco, A. v. Sur la faune des eaux profondes de la méditerranée au large de Monaco. Compt. rend. acad. sc. Paris, Bd. 110. 1890.
4. Nüsslin, O. Coregonus wartmanni Bloch und macrophthalmus Nüssl. Biol. Cbl. Bd. 27. 1907.
5. Regnard, P (s. p. 84 Nr. 18).
6. Seeliger, O. (s. p. 48 Nr. 43).

8. Die Bewegung des Wassers und meteorologische Einflüsse.

I.

Das Wasser befindet sich wohl niemals im Zustande absoluter Ruhe, wenn auch die Bewegungen, namentlich vertikale Strömungen, zuweilen so schwach sind, daß wir sie direkt kaum wahrzunehmen vermögen und ihr Vorhandensein nur indirekt erschließen können.

Es lassen sich folgende Arten von Wasserbewegungen unterscheiden:

a) Wellenbewegung;

b) Strömungen α) in horizontaler, β) in vertikaler Richtung;

c) Gezeiten.

Digitized by Google

a) Wellenbewegung.

Das Charakteristische der Wellenbewegung liegt darin, daß sich im wesentlichen nur die Form der Bewegung auf größere Distanzen weiterpflanzt, während die Teilchen selbst nur geringe Ortsveränderungen erleiden. Ein auf dem Wasser schwimmender Gegenstand, etwa eine Qualle, wechselt bekanntlich, wenn wir von den Eigenbewegungen des Tieres absehen, nur wenig seine Stelle, die vorbeiziehenden Wellen werfen ihn zwar hin und her, auf und ab, nehmen ihn aber doch nicht mit, es wäre denn eine Strömung im eigentlichen Sinne des Wortes neben der Wellenbewegung vorhanden.

Die Höhe der Wellen wird von den Beobachtern gewöhnlich überschätzt. Lorenz gibt für den Hallstätter See als Maximum 3 m an; im Meere dürften selbst bei sehr hohem Seegang die Wellen 6 m nicht erheblich überschreiten. Die höchste verbürgte Messung geht nach Krümmel auf 15 m.

Wichtig für uns ist die vertikale Ausbreitung der Wellen. Schon eine 8 cm hohe Welle kann sich mit der Zeit bis in 30 m Tiefe noch bemerkbar machen. Es wird angegeben, daß die Wellenwirkung in vertikaler Richtung den 350fachen Betrag der Wellenhöhe ausmacht, daß aber die Schwingungsgröße sehr bald abnimmt.

Wenn auch das Plankton nicht in dem Maße vom Wellengang beeinflußt wird wie etwa die Fauna und Flora des Litorale, die sich durch robusten, flach ausgebreiteten Körperbau, niedrige, feste Gehäuse den Lebensbedingungen an der Brandungszone anpaßte und durch breite Fußbildungen, kräftige Muskeln oder durch festaufsitzende Wurzelscheiben vor dem Losgerissenwerden zu schützen weiß, so scheint doch auch den meist zart gebauten Planktonten starker Seegang keineswegs förderlich zu sein.

Für das Süßwasserplankton hat Francé nachgewiesen, daß es seine schichtenweise Verteilung bei starkem Wellengang aufgibt und mehrminder gleichmäßig in vertikaler Richtung verbreitet ist oder sich gar größtenteils in die Tiefe zurückzieht. Auch in der Adria konnte ich bei stark bewegter See kaum einmal Medusen an der Oberfläche beobachten. Sie tauchten aber zuweilen sofort wieder empor, wenn sich die See beruhigt hatte.

Schon im Jahre 1862 wies Haeckel auf die große Empfindlichkeit der Radiolarien gegen Wellenbewegung hin, eine Eigenschaft, die sie mit vielen anderen Planktonten teilen, „ja sie scheinen dieselbe in erhöhtem Grade zu besitzen, da sie schon bei ziemlich mäßigem Wellenschlag in die Tiefe sinken, wenn die großen Tiere noch an der Oberfläche verweilen."

Digitized by Google

Ganz besonders verderblich wird der Wellenschlag den auf dem Wasser treibenden Planktonten, so den Velellen (Fig. 45), die bekanntlich in ihrer Jugend in tieferen Wasserschichten leben. „Das nächste nach ihrem Auftauchen aus dem Wasser einsetzende schlechte Wetter muß sie auch auf offenem Meer vernichten, sobald sich überschlagende Wellen entstehen und die Velellaflöße zum Kentern bringen. Man kann sich leicht überzeugen, daß eine einmal unter Wasser geratene Velella nicht wieder in ihre natürliche Lage zurückkehren kann. Daher die Mengen von bis auf die Luftflasche verwesenden Velellen und Porpiten, denen nach schlechtem Wetter das Schiff oft noch tagelang begegnet. (Woltereck.)

Fig. 45. *Velella spirans Eschz.* (Original.)

An der Küste und in seichteren Binnengewässern werden weiters durch heftige Wellen wohl auch Litoral- bzw. Vadalformen und selbst Grund bewohnende Formen ins freie Wasser entführt und solche tycho- oder pseudoplanktonische Tiere und Pflanzen vermögen wenigstens zeitweilig den Charakter des Planktons nicht unwesentlich zu verändern.

Endlich beeinflußt, wie wir später noch sehen werden, lebhaft bewegte See das Meerleuchten, indem wegen der zu häufigen und heftigen mechanischen Reizung bei leuchtfähigen Planktonten zu bald Ermüdung eintreten soll.

Nach Doflein haben die stillen, tieferen Wasserschichten von etwa 100—200 m abwärts in allen Ozeanen eine typische Fauna, die Stillwasserfauna, die fast besser charakterisiert ist als die eigentliche Tiefseefauna, mit welcher sie eine Menge Formen gemeinsam

Digitized by Google

hat. Aus dieser Vorliebe für stilles, unbewegtes Wasser läßt sich auch erklären, warum „Tiefseetiere" der freien Ozeane bisweilen in geschützten Buchten in die oberen Wasserschichten aufzutauchen pflegen: Die Unbewegtheit des Wassers ermöglicht es ihnen.

b) Strömungen.

α) Horizontale.

Von größter Bedeutung für die Entfaltung und Verbreitung des Planktons sind endlich die Stromverhältnisse.

In unseren Seen wird die Stärke der Strömung im allgemeinen abhängig sein von der Zahl, Größe und dem Gefälle der Zu- und Abflüsse.

Von der großen Bedeutung der Zu- und Abflußverhältnisse eines Sees geben die Berechnungen Forels über den Genfersee ein anschauliches Bild.

Darnach fließen durch die Rhone jährlich 10000 Millionen Kubikmeter Wasser ab und mit ihnen gehen dem See verloren:

100000	Tonnen	Kohlensäure;
100000	„	oxydierbare organische Substanz;
380	„	Mikroben;
840	„	Mikroorganismen.

Für diese Verluste wird, da sich ja die Lebensbedingungen und das Leben im Genfersee jahraus, jahrein ungefähr gleich bleiben, ein gleichwertiger Ersatz geschaffen, und zwar:

1. Durch die Luft, die dem See Sauerstoff und mit dem Regen aufgelöste organische Stoffe zuführt; ein Liter Regenwasser enthält:

Ammoniak	2,3 mg
Salpetersäure und salpetrige Säure, Nitrate und Nitrite .	0,9 „
Organische Stoffe, Staub usw.	49 „

Weiters erfolgt durch die Luft oder vom Lande her ein ununterbrochener Transport fester Stoffe (organischer Staub, Vegetabilien, Kadaver, Exkremente, Eier von Wasserinsekten usw.).

2. Durch Zuflüsse, die ebenfalls aufgelöste und unaufgelöste Stoffe dem See zuführen.

Die jährlich abfließende Wassermasse des Genfersees beträgt ungefähr $^1/_9$ der Totalmasse, und es verbleiben daher die organischen Stoffe höchstens 7—8 Jahre im Kreislauf des Sees, bevor sie in den großen Zyklus der allgemeinen Weltzirkulation zurückkehren. Verallgemeinernd wird sich mit Kofoid aussagen lassen, daß die Planktonproduktion im umgekehrten Verhältnis steht zur Zeit der Wasser-

Digitized by Google

erneuerung (Kofoids Gesetz), daß sie mithin bei langsamster Erneuerung des Wassers am größten sein wird.

Als geradezu schädlich für die Planktonproduktion müssen die Zuflüsse der Gebirgsseen mit kaltem Wasser und viel suspendierten, mineralischen Bestandteilen betrachtet werden. Ein sprechendes Beispiel dafür ist der schmale Arm des Vierwaldstättersees, der Alpnachersee, der qualitativ und quantitativ ärmer ist als der übrige See. Damit stimmen auch die Beobachtungen Bachmanns am schottischen Loch Neß überein, der in der oberen Hälfte, das ist an der Stelle der Zuflüsse weit planktonärmer ist als an seinem unteren Ende. Dieselben Beobachtungen machte Huitfeld-Kaas an norwegischen Seen, so am Mjösen.

Die höchste Bedeutung aber erlangt die Stromstärke selbstredend für die Existenz des Planktons aller fließenden Gewässer, des sog. Potamoplanktons, da, wie sich Schröder ausdrückt, „das Gefälle und die Planktonmenge eines fließenden Gewässers einander umgekehrt proportional sind" (Schröders Gesetz). Es wäre daher wünschenswert, bei potamoplanktonischen Arbeiten vor allem das Gefälle des Flusses festzustellen. Dies geschieht am einfachsten durch Feststellung der Zeit, in der ein leichter, schwimmender Körper eine bestimmte Strecke Weges zurückgelegt hat.

Auch bei dem Studium der Meeresströmungen hatte man sich vielfach solcher „Schwimmer" bedient und zwar zunächst nicht, um die Schnelligkeit, sondern um überhaupt die Existenz und den Verlauf der wichtigsten Meeresströmungen nachzuweisen. Ja, man war in grauer Vorzeit offenbar geradezu durch solche „zufällige Treibkörper" (fremdartige Hölzer, Früchte, Tange, Eisberge) auf die Meeresströmungen aufmerksam gemacht worden.

Diesen „zufälligen Treibkörpern", die bekanntlich auch bei der Entdeckung Amerikas eine wichtige Rolle gespielt, können wir nach Monaco die „experimentellen Treibkörper" anreihen, hohle Gefäße aus Glas (Flaschen), Holz (Fässer aus Eichenholz) oder Metall (Hohlkugeln oder birnförmige Schwimmer aus Kupfer), die in ihrem Innern in einer wohlverpackten, zugeschmolzenen Glasröhre ein Schriftstück enthalten, das den eventuellen Finder des Schwimmers über den Zweck desselben informiert.

Durch solche Experimente sowie durch die Bestimmung der Stromversetzung kann aber selbstverständlich nur der Verlauf der Oberflächenströmungen festgestellt werden; sie versagen, wenn es sich darum handelt, zu untersuchen, wo und wie z. B. die nordischen, kalten Strömungen unter die von den Äquatorialgegenden kommenden

Digitized by Google

Strömungen tauchen und welchen Lauf sie weiter in der Tiefe nehmen. Gegenwärtig wird daher der Verlauf der Strömungen fast ausschließlich aus den Daten der Temperatur- und Salzgehaltsmessungen erschlossen.

Unterströme von geringeren Tiefen lassen sich überdies auch durch Treibbojen feststellen, indem man zwei genau gleichgestaltete, zylindrische Körper in entsprechenden Abständen untereinander mit einem Lotdraht verbindet und den unteren Körper so beschwert, daß der obere genau an der Oberfläche schwimmt. Ist nun in der Tiefe ein nach Stärke und Richtung verschiedener Strom vorhanden, so kann man aus der resultierenden Trift des Oberflächenkörpers nach dem Parallelogramm der Kräfte den Unterstrom für sich finden, wenn der Oberstrom bekannt ist. Der Planktonfischer wird bisweilen schon aus der Art des Absinkens seines Netzes und aus dem Verlauf der Zugleine auf eventuelle untere Strömungen aufmerksam gemacht.

Da wir heute wissen, daß die Ströme vielfach eine eigenartige, für sie typische Planktonfauna und -flora mit sich führen, kann in vielen Fällen auch die Planktonforschung in den Dienst dieses ozeanographischen Arbeitsfeldes mit Erfolg gestellt werden. Aus meinen Untersuchungen der Copepodenausbeute der Valdivia-Expedition scheint hervorzugehen, daß in manchen Fällen eine veränderte Zusammensetzung des Planktons das erste Anzeichen ist, daß das Schiff sich dem Bereich einer anderen Strömung nähert. Allerdings darf nicht verschwiegen werden, daß nach der Kritik, die Cleves Untersuchungen besonders durch Gran erfahren haben, in allen diesen Fällen größte Vorsicht geboten ist. Doch werden uns namentlich in den Polarmeeren, wo durch die ständigen Treibeismassen Oberflächentemperaturen und Salzgehalt einem beständigen Wechsel unterworfen sind, zur Erkennung und Beurteilung eines Meeresstromes und zur Feststellung seiner Herkunft Planktonformen, namentlich die größeren unter ihnen, die Quallen, als „Strömungsweiser" gute Dienste leisten.

In neuerer Zeit werden zur Feststellung der Strömungen auch besondere Apparate benutzt, so z. B. der Nansensche Strommesser; er vereinigt in sich die bisher von zwei besonderen Instrumenten geleisteten Aufgaben: die des Stromweisers von Aimé, gewöhnlich Stromindikator von Irminger genannt, und die eines Flügelradstrommessers (Woltmann, Amsler-Laffon u. a.), wie sie die Strombautechniker in Flüssen verwenden, um die Verteilung der Stromgeschwindigkeit in einem bestimmten Durchflußprofil zu bestimmen. (Krümmel.)

Digitized by Google

Nirgends wird uns die Bedeutung des „πάντα ῥεῖ“ der griechischen Philosophen so augenfällig, wie bei der Betrachtung der großen

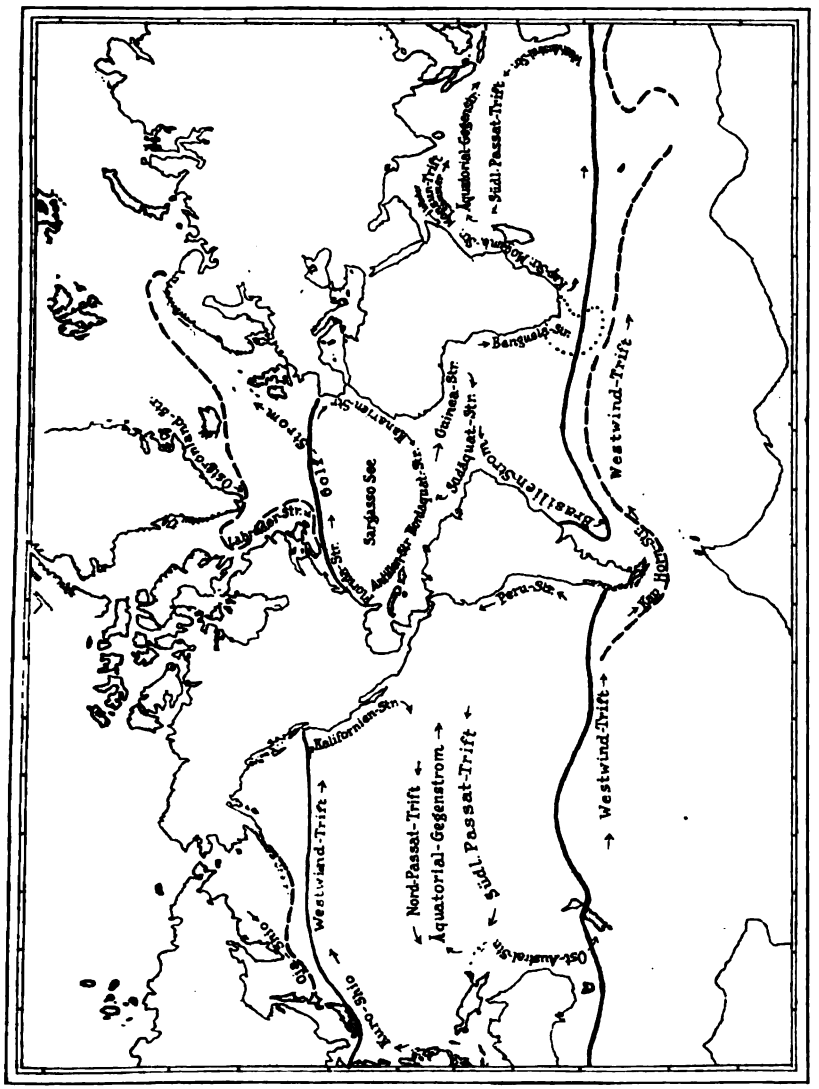


Fig. 46. Die wichtigsten Meeresströmungen und die Hauptregionen des ozeanischen Planktons. (Nach Meisenheimer.)

ozeanischen Strömungen. „Das ganze, gewaltige Weltmeer ist in stetig kreisender Bewegung. Jeder Meerestropfen ist auf ewiger Wanderschaft. Er wandert von Pol zu Pol, durchmißt im Laufe der

Digitized by Google

Zeiten alle Breiten, er sinkt von der warmen Oberfläche hinab in die kalten Tiefen und steigt an anderer Stelle wieder zum Lichte empor." (Schleiden.)

Wie die kreisenden Bewegungen der Planeten ist auch der Lauf der wichtigsten Meeresströmungen kreisförmig: wir sprechen daher von Zirkelströmungen und unterscheiden deren in der Hauptsache je zwei im Pazifik und Atlantik, je einen nördlichen und südlichen pazifischen und atlantischen Zirkelstrom, während der Indik nur einen südlichen aufzuweisen hat. Die Bewegung der Strömungen erfolgt in der äquatorialen Zone entgegen der Erdrotation von Osten nach Westen, und zwischen ihnen verläuft der äquatoriale Gegenstrom in entgegengesetzter Richtung. Nördlich vom indischen Gegenstrom streicht die indische Nordäquatorialströmung im Nordwinter als Nordost-Monsun-, im Nordsommer als Südwest-Monsun-Trift. Kalte Polarströme (der Oja Shio und der Labradorstrom) dringen von der Arktis her an die nördlichen Zirkelströme heran, während im Atlantik ein Zweig des Golfstromes der nordeuropäischen Küste entlang läuft und hier weitere kleine Zirkelströme bildet (Fig. 46).

Wir müssen es uns versagen, näher auf die Entdeckungsgeschichte des auch für die Entwicklungsgeschichte der Haliplanktonforschung wichtigsten Stromes, des Golfstromes, näher einzugehen, und wollen uns damit begnügen, das anschauliche Bild wiederzugeben, das Maury von ihm entwirft. „Der Golfstrom ist ein Fluß im Ozean, er versiegt nie, wenn alles verdorrt, er tritt nicht aus seinen Ufern, wenn auch die mächtigsten Fluten ihn schwellen. Seine Ufer und sein Bett sind kaltes Wasser, dazwischen fließt er mit warmen, blauen Fluten. Nirgends auf der Erde existiert ein gleich majestätischer Strom. Er ist reißender als der Amazonenstrom, wilder als der Mississippi, und die Wassermasse dieser beiden Flüsse bildet noch nicht den 1000. Teil der Wassermasse, die er führt." Sein Wasser braucht etwa $5^1/_2$ Monate, um von der amerikanischen zur europäischen Küste zu gelangen und kehrt nach 2 Jahren und 10 Monaten auf dem Wege Westwind-Trift, Kanarienstrom, Nordäquatorial, Antillenstrom wieder an den Ausgangspunkt zurück. Seine mittlere Geschwindigkeit beträgt anfangs 39, später 40—48 Seemeilen. Ungefähr auf der Höhe von Neufundland trifft er mit dem kalten Labradorstrom zusammen; der dichte „Silbernebel von Neufundland" bezeichnet die Stelle, wo er unter den Golfstrom taucht.

Im Innern des nordatlantischen Zirkelstromes liegt die planktonarme Sargassosee, eine „ruhige Krautsee schwimmender Algen", von der wir noch später ausführlich werden zu sprechen haben (s. Kap. VI. 4. B.).

Digitized by Google

Mit wenig Worten mag noch der Stromverhältnisse des Mittelmeeres und der Adria Erwähnung getan werden. Der Seitenast des Golfstromes, der im Mittelmeer zirkuliert, gibt einen Zweig der Adria ab, der an der griechisch-dalmatinischen Küste nach Nordwesten zieht, um, wie wir bereits gesehen haben, erwärmt und salzärmer an der italienischen Küste wieder dem Mittelmeer zuzuströmen. Nur schwer lassen sich die Strömungsverhältnisse in der Adria im Detail verfolgen. Nach älteren Angaben erfolgt die erste Abzweigung schon auf der Höhe von Korfu, wo ein Seitenstrom sich in westlicher Richtung dem Kap S. Maria di Leuca nähert. Ein zweiter Seitenstrom durchquert die Adria auf der Höhe von Pelagosa, ein dritter geht vom Quarnero und der Südspitze von Istrien an die gegenüberliegende italienische Flachküste.

β) Vertikale Strömungen.

Wir müssen endlich noch auf die für das Auge unsichtbaren vertikalen Strömungen (Konvektionsströmungen, Auf- und Abtriebströmungen) hinweisen, von denen man annimmt, daß sie Planktonten ohne oder mit nur schwacher Eigenbewegung, also hauptsächlich Phytoplanktonten, zu passiven, vertikalen Wanderungen veranlassen.

Wie wir besonders durch die Untersuchungen von Schott wissen, gehen südlich und nördlich vom Äquator im Atlantik, der am besten biologisch erforscht ist, die wärmeren vertikalen Oberflächenströme mindestens bis zu 800 m, und erst von 1000 m ab hat der horizontale, kalte, polare Strom freie Bahn gegen den Äquator. Es können mithin selbst an wärmere Temperaturen gebundene Organismen bis in die Tiefsee zu größeren Tiefen sich verbreiten, und doch kann ihnen der Eintritt in die Tiefsee der polaren Gebiete unmöglich gemacht sein — ein Umstand, der für die Verbreitung des Haliplanktons von nicht zu unterschätzender Bedeutung ist.

In den vertikalen Strömungen liegen endlich Faktoren vor, welche auch, wie später noch genauer ausgeführt werden soll, einen außerordentlich großen Einfluß auf die Planktonquantität des Meeres ausüben. Aufsteigende Strömungen führen regelmäßig zu einer großen Planktonvermehrung; absteigende sind in einzelnen Spezialfällen als Ursache der Planktonarmut nachzuweisen, wie auch für den geringen Planktongehalt der stromstillen Gebiete, z. B. der Sargassosee, als in hohem Grade mitverantwortlich zu betrachten.

c) Gezeiten.

Unter Gezeiten oder Tiden versteht man das periodische und regelmäßige, auf kosmischen Einflüssen beruhende Steigen und Sinken

Digitized by Google

des Wasserspiegels der Ozeane. Binnen eines Zeitabschnittes von 12 Stunden und 25 Minuten beobachten wir ein allmähliches Steigen des Wassers (Flut), dem dann nach einer kurzen Pause ein langsames Fallen des Wassers folgt (Ebbe). In den Binnenmeeren sind die Niveauschwankungen viel geringer als in den offenen Ozeanen und auch bisweilen unregelmäßiger.

Der Planktongehalt des Meeres ist wenigstens in Landnähe nicht unabhängig von den Gezeiten, worauf schon 1897 auf Grund quantitativer Planktonstudien Watanabe in Misaki und Krämer in Apia aufmerksam machten. Krämer fand:

bei Ebbe	bei Flut	bei Ebbe	bei Flut
0,35 ccm	0,24 ccm Plankton	0,47 ccm	0,27 ccm Plankton
0,41 „	0,26 „ „	0,75 „	0,6 „ „

Wir ersehen daraus, daß der Planktonreichtum bei Ebbe größer ist als bei Flut.

Das gilt auch im speziellen für die planktonischen Meeresbakterien, denn Fischer findet, daß zur Flutzeit, in welcher eine größere Menge von Wasser mit geringerem Keimgehalt in die Nähe des Landes gebracht wird, der Keimgehalt des Wassers niedriger ist als zur Zeit der Ebbe. Auch das Potamoplankton wird an den Flußmündungen durch die Gezeiten beeinflußt und zwar in durchaus demselben Sinne. Lemmermann fand z. B. in der Weser bei Bremen zur Flutzeit 141 334, zur Ebbezeit im gleichen Wasserquantum 335 124 Organismen. Dabei ist zu berücksichtigen, daß der Ebbestrom vielfach auch Bodenformen und Tiere und Pflanzen von Buchten, Häfen und anderen benachbarten Gewässern mitreißt.

Als ein Eldorado der Planktonforscher gilt seit jeher die Straße von Messina, die gefürchtete „Charybdis“ der Alten. Zwischen zwei tiefen und großen Meeresbecken, dem Tyrrhenischen und Jonischen Meere gelegen, deren Wasser durch die Flut- und Ebbebewegung in ihr hin- und hergetrieben werden, wird die Straße kaum eine Stunde nördlich von Messina von einer Bank durchzogen, die an ihrer tiefsten Stelle nur 105 m unter dem Wasser liegt und steil nach der sizilischen und kalabrischen Küste ansteigt. Nördlich wie südlich derselben fällt der Meeresboden rasch zu Tiefen von 300, 400 und mehr Metern ab, so daß man in der Höhe von Messina bereits mehr als 350 m loten kann. Diese Bank bildet aber die unterirdische Grenze zwischen beiden Meeresteilen, und indem die Gezeitenströme über sie hinwegfließen, wird der Bodenvegetation und -fauna unausgesetzt frisches, nahrungsreiches Wasser zugeführt, gleichzeitig aber durch die Enge der Straße und ihre Boden- und Küstengestaltung ein kom-

Digitized by Google

pliziertes System von horizontalen und vertikalen Strömungen hervorgerufen, von denen für die Auftrieborganismen die an den Gehängen der Bank entstehenden, aufsteigenden sehr wichtig sind. Wie der nach der Bank aufsteigende Rand beider Meeresbecken offenbar die Wanderung der Fische in die Straße hinein wesentlich bedingt und ihnen günstige Laichplätze schafft, so veranlaßt auch diese Barre die Häufigkeit der Leptocephalen und des Mondfisches, die schon Grassi auf aufsteigendes Tiefenwasser deutete, und anderer Tiefseetiere bei Messina. Bei mittlerer Stärke der Gezeitenströmung wird das Wasser in der Mitte der Straße aus der Höhe von Messina durch die Flut etwa bis Bagnara im Norden, durch die Ebbe bis Reggio im Süden fortbewegt; ersteres liegt bereits außerhalb der Straße, letzteres wenigstens an einer recht breiten und tiefen Stelle, so daß die Gezeitenbewegung stete Gelegenheit zu einer Durchmischung des Wassers aus dem Innern der Straße mit solchem aus der mehr offenen See bietet. Der Einfluß der Küste ist hier daher anderen Küstenplätzen gegenüber erheblich herabgesetzt; viele Formen, welche diese sonst meiden, werden durch die ganze Straße hindurchgeführt und gelangen mit den Seitenströmen, welche in den Hafen von Messina einmünden, in diesen hinein. Selbst in dieses noch nicht 1 km breite und wenig über 50 m tiefe Becken wird so in regelmäßigen Intervallen täglich mehrmals Wasser aus der Straße ein- und altes ausgeführt. (Lohmann.)

* * *

Schließlich mag noch hier im Anschlusse an die Wichtigkeit regelmäßiger Pegelbeobachtungen für die Limnoplanktologie erinnert werden. Je größer die Niveauschwankungen einer Süßwasseransammlung sind, eine desto größere Rolle werden wir ihnen bei der Planktonproduktion zuzuschreiben haben, mögen sie nun vom Grunde des Beckens durch Sickerwässer (abgedämmte Abwässer der Ströme) oder durch verschieden starke Zu- und Abflüsse bedingt sein, mögen sie natürlich verlaufen oder durch Schleusenanlagen willkürlich reguliert werden oder aber durch meteorologische Einflüsse hervorgerufen werden. Nicht nur in stehenden, sondern auch in fließenden Gewässern bedeutet gewöhnlich eine Erhöhung des Wasserstandes einen starken Rückgang der Planktonquantität, ein Fallen des Wasserspiegels dagegen eine Steigerung des Reichtums an freischwebenden Organismen. Daß aber auch das Gegenteil der Fall sein kann, dafür geben meine Untersuchungen in den Altwässern der Donau einen Beleg, wo das Minimum der Planktonproduktivität mit dem niedersten Wasserstande (im Winter) zusammenfällt.

Digitized by Google

Als Extrem der Niveauschwankungen lernen wir die periodisch versiegenden Seen kennen. Als Beispiele mögen der Blatasee in Kroatien und der Zirknitzersee in Krain dienen; in beiden Seen fiel mir seinerzeit die quantitative und qualitative Reichhaltigkeit an Plankton auf, und Ähnliches berichtet Barrois von den hochgelegenen periodischen Gebirgsseen des Libanon. Der Planktonreichtum periodischer Seen wird uns verständlich, wenn wir uns daran erinnern, daß auch der moderne Teichwirt den Ertrag seiner Fischteiche durch periodische Trockenlegung (Sömmern der Teiche) zu heben bestrebt ist. Die zahlreichen Funde von ephippientragenden Daphniden (z. B. im Blatasee) belehren uns, daß die Planktonten in der Regel sich frühzeitig genug auf die bevorstehende Trockenperiode vorzubereiten wissen.

II.
Meteorologische Einflüsse.

Auch von meteorologischen Einflüssen ist das Plankton direkt oder doch indirekt abhängig. Wir haben zunächst an die herrschenden Winde zu denken. Da, wie wir bereits wiederholt betonten, vor allem ruhiges Wasser für das Gedeihen des Planktons notwendig ist, werden regelmäßigen, mehrminder starken Winden ausgesetzte Gebiete ärmer an Plankton sein als solche, die sich im Windschatten befinden. Winde zerreißen den zarten Algenschleier (Wasserblüte), der zuweilen die Oberfläche der Seen und Teiche bedeckt, wie man dies besonders deutlich an der Blaualge *Clathrocystis* (Fig 41 p. 94) sehen kann. „Sowie Wind aufkommt, wird sie zuerst zu schmalen Streifen „aufgerollt", bei stärkerem Winde verschwinden diese, und man sieht sie nun im Wasser in den oberflächlichsten Schichten verteilt (Apstein). Auch die zonare Verteilung wird durch Wind und Sturm beeinflußt, zum Teil ganz aufgehoben. „Bei starkem Sturmwind findet auch bei Nacht eine gleiche Verteilung des Limnoplanktons statt, wie unter ähnlichen Wetterumständen bei Tage." (Francé.)

In eigenartiger Weise wird das Phytoplankton des Zürichersees von den Winden beeinflußt. Pfenniger war überrascht von den innigen Beziehungen, die zwischen dem Auftreten des Föhn und dem Erscheinen der Oszillatorien in den Filteranlagen der Stadt Zürich herrschen.

Ein Gartenbesitzer in Innsbruck beobachtete, daß die grüne Wasserblüte in einem Bassin verschwindet, d. h. in die Tiefe absinkt, sobald föhniges Wetter einsetzt. Derartige Phytoplanktonten wären somit in gewissem Sinne „Wetterpflanzen".

In gleicher Weise wie im Süßwasser wird auch im Meere die vertikale Ausbreitung der Planktonten durch Winde beeinflußt. Lo

Digitized by Google

Bianco fand beispielsweise den Pluteus einer *Arbacia* im Neapler Golf bei Windstille schon wenige Zentimeter unter der Oberfläche bis in 4—5 m Tiefe; bei von Süd-Ost leicht bewegtem Meer aber sammeln sich diese Echinodermenlarven in Tiefen bis zu 25 m an. Nach Günther sinken auch pelagische Fische bei Sturm alsbald in die Tiefe.

In unmittelbarem Zusammenhange mit den Luftströmungen unserer Atmosphäre stehen endlich die sog. Halicorrenten; namentlich die Triftströmungen sind durch konstante Winde bedingt. Ändert der indische Monsun seine Richtung, dann ändert auch der indische Nordäquatorialstrom in gleichem Sinne seinen Lauf.

Ein schönes Beispiel des Zusammenhanges typischer Winde mit dem Auftreten gewisser Planktonformen liefert uns die nördliche Adria. Wenn während der kühleren Jahreszeit im Golf von Triest die Bora von den Karsthöhen niederbraust und das Oberflächenwasser des Golfes gewissermaßen vor sich hertreibt, scheint am Grunde des Golfes eine von der Seeseite kommende Gegenströmung sich den Küsten zu nähern; denn sobald sich der Sturm gelegt und die See sich beruhigt, pflegen im Hafen sofort Medusen in Mengen aufzutauchen, die man oft seit Wochen und Monaten nicht mehr im Golf gesehen. Eine ähnliche Beobachtung machten Römer und Schaudinn in den Sunden West-Spitzbergens, wo sie ein orkanartiger Süd-Ost mehrere Tage festhielt. An den Küstenstädten sind es dann namentlich die ruhigen, versteckten Hafenwinkel, in denen sich nach einem Sturm die prächtigsten Quallen und Salpen in ganzen Scharen anstauen — in unwürdiger Gesellschaft des ekelhaften, treibenden Hafenmistes.

In ähnlichem unharmonischen Verein treten uns die schönsten und reinsten Produkte der „künstlerisch schaffenden Natur“ und die minder schönen menschlicher Kulturarbeit in den sogenannten Tierströmen oder Zoocorrenten allenthalben an unseren Küsten entgegen. Scheinbar ganz gesetzlos in ihrem Auftreten und Verschwinden, regellos in ihrer Ausbreitung, Form und Richtung, sind sie den Fischern längst bekannt, ihrem Wesen nach aber noch wenig erkannt. Vielleicht ist Haeckel auf dem richtigen Wege, wenn er bei ihrem Entstehen an die Wirbelwinde denkt, „die auf den Straßen die daselbst verbreiteten Massen von Staub und kleinen Gegenständen zusammentreiben.“

Nathansohn erinnert an den Anstau, der stattfindet, wenn das ausgesüßte Küstenwasser bei seiner seewärts gerichteten Bewegung auf den Widerstand des sich landwärts bewegenden Wassers der offenen See stößt.

Digitized by Google

Pettersson und C. Vogt haben zuerst auf die biologische Bedeutung dieser Erscheinung und den Wert der Zoocorrenten für den Planktonforscher aufmerksam gemacht, und in anziehender Form weiß sie uns Haeckel zu schildern.

„Die pelagischen Tiere und Pflanzen erscheinen in diesen Zoocorrenten so massenhaft angehäuft und so dicht gedrängt, wie etwa die menschliche Bevölkerung in den belebtesten Straßen einer großen Handelsstadt. Millionen und Abermillionen kleiner Geschöpfe aus allen ... Gruppen planktonischer Organismen wimmeln bunt durcheinander und gewähren ein Schauspiel, von dessen Reiz man sich nur durch eigene Anschauung eine Vorstellung verschaffen kann. Schöpft man aufs Geratewohl mit dem Wasserglase eine Portion aus diesem bunten Gewimmel heraus, so ist nicht selten „die größere Hälfte des im Glase enthaltenen Gemenges (eines wirklichen lebenden Tierbreies) von Tiervolumen, die kleinere von Wasservolumen eingenommen." Schon von weitem sind diese „wimmelnden Seetierstraßen" gewöhnlich an der spiegelglatten Beschaffenheit kenntlich, welche die Meeresoberfläche hier zeigt, während sie dicht daneben mehr oder weniger gekräuselt ist. Oft kann man einen solchen „öligen Tierstrom", der gewöhnlich eine Breite von 5—10 m besitzt, weiter als einen Kilometer verfolgen, ohne eine Abnahme des dichten Tiergewimmels in demselben wahrzunehmen, während zu beiden Seiten desselben, rechts und links, das Meer fast leer ist, oder nur einzelne versprengte Nachzügler aufweist."

Fig. 47. *Scapholeberis mucronata* (O. F. Müller), am Wasserspiegel hängend. (Nach einer Skizze von Scourfield.)

Alle Planktonten, deren Vorkommen auf die oberflächlichsten Wasserschichten beschränkt ist, sind in ihrer Verbreitung als passive Wanderer von den herrschenden Winden und Strömungen abhängig. Als Repräsentanten dieser eigenartigen „Oberflächenfauna" (Burckhardt) des Süßwassers nennen wir das Cladocerengenus *Scapholeberis* (Fig. 47) und als typische marine Vertreter die Velellen (Fig. 45) oder Segelquallen, die „Segler bei dem Winde", und die Physalien (Fig. 48), die Galeerenquallen oder die „spanischen Vordemwinde" der Seeleute. Nur mit Segel ausgestattet, doch ohne Steuer und genügende Eigen-

Digitized by Google

bewegung, sind diese zarten Gebilde ganz dem Winde preisgegeben und von Stürmen an Land geworfen, erscheinen die Küsten von ihren Leichen mit kilometerlangen, blauen Streifen umsäumt.

Fig. 48.
Physalia spec. aus der Sagamibay in Japan (Samml. Doflein) (Originalzeichnung v. L. Müller-Mainz.)

Ähnlich wie der Wind ist auch der Regen bezüglich seiner Einflußnahme auf das Plankton. Was wir früher über die Planktonverteilung im Süßwasser bei Wind und Sturm sagten, hat zumeist auch bei längerem Regen seine Gültigkeit: auch da wird die herrschende Schichtung aufgehoben, das Plankton ist mehr oder minder gleichmäßig verteilt oder zieht sich in die Tiefe zurück, namentlich in seichten Flachlandseen. In unseren tiefen Alpenseen aber sammelt sich bei Regen, bedecktem Himmel oder gar, wenn dichter Nebel über dem Wasser lagert, verhältnismäßig viel mehr Plankton in den obersten Wasserschichten an als an klaren Tagen. (Hofer.)

Indirekt beeinflußt der Regen das Plankton, indem er in Flüssen Uferformen und Tümpelformen mitreißt und so eine momentane Anreicherung des „Potamoplanktons“ zur Folge hat, wie z. B. in der Weser. (Lemmermann.) Das gilt ganz besonders von den echten tropischen Seen. „Die heftigen Tropenregen befördern viele Stoffe vom Ufer in das Wasser, laugen das Land aus, so daß bei größerer Regenmenge auch die Organismen im See direkt oder indirekt eine größere Nahrungsmenge zur Verfügung haben.“ (Apstein.) Weiters bedingt der Regen aber auch ein Steigen des Wasserspiegels der

Digitized by Google

Seen und Teiche und setzt dadurch, im Sinne einer Verdünnung wirkend, die Planktonquantität herab. Noch ungünstiger macht sich wegen der gleichzeitigen Herabsetzung des Salzgehaltes anhaltender Regen in seichteren Meeresabschnitten bemerkbar. Schon Graeffe macht darüber bezüglich des Planktons des Triester Golfes eine passende Bemerkung: „Die Acalephen sind, wie auch die Hydroidmedusen, besonders an der Meeresoberfläche zu finden, wenn die Nordostwinde reines, klares Wasser in die Bucht geschafft haben. Sciroccalwetter und Regen sind stets ungünstige Witterung für den Fang dieser und der meisten pelagisch lebenden Tiere mit Ausnahme der Copepoden, welche stets das Meerwasser in allen Schichten erfüllen.“ Wie verderblich sciroccale Regengüsse dem Triester Plankton werden können, möge die von mir vor Jahren gemachte Beobachtung illustrieren, derzufolge während eines Frühjahres im Triester Golf durch Wochen überhaupt nahezu kein lebendes Plankton zu finden war. Nur einige lebensfähige Copepoden hatten die durch die Regengüsse verschuldete Aussüßung des Golfwassers ohne Schaden ertragen können.

Ganz anders wirkt der Neapler Scirocco auf die Planktonwelt des Golfes. Wie Schmidtlein erwähnt, kann man dort sicher sein, nach schwerem Scirocco oder Libeccio Planktonten, hauptsächlich Velellen, in großer Zahl zu erhalten. SO-, S-, SW- und W-Winde treiben, so versichert Brandt, das Plankton in den Golf hinein, O-, NO-, N- und NW-Winde treiben die flottierenden Tiere der Meeresoberfläche wieder hinaus, und die ungünstige Wirkung dieser Winde ist meist schon nach einigen Tagen und selbst bei ziemlich schwachem Winde deutlich an der Abnahme der pelagischen Tiere zu verspüren.

Fuchs nimmt weiters an, daß nach heftigem, lange Zeit andauerndem Sturm „die vertikale Zirkulation so tief greift, um schließlich auch Tiefseetiere im Rücken des Windes emporzubringen“, und Lo Bianco schließt sich dieser Ansicht auf Grund seiner Beobachtungen im Neapler Golf an.

Der ungünstige Einfluß heftiger Gewitter auf gewisse Planktonten geht aus den Zuchtversuchen Knörrichs mit Daphnien hervor, die alsbald in jenen Aquarien eingingen, in denen nicht Algen sich in Vegetation befanden. Das Absterben der Daphnien nahm um so größere Dimensionen an, je schwüler und höher die Temperatur vor oder während des Gewitters war. Diese Schädigungen der Mikrofauna wurden wohl durch eintretenden Sauerstoffmangel verursacht. Die bei Gewittern herrschende hohe elektrische Spannung bewirkt offenbar eine Überführung des im Wasser gelösten Sauerstoffs in feste

Digitized by Google

chemische Bindung (Bildung von Wasserstoffsuperoxyd und von Nitriten), eine Anschauung, die sich auf die Versuche von Berg und Knauthe stützt, aber nicht ohne Widerspruch geblieben ist. (Euler.) Tatsache ist jedenfalls, „daß Fische in Teichen während eines Gewitters unter Anzeichen der Erstickung sterben. Demnach muß der freie, im Wasser aufgelöste Sauerstoff durch irgendwelche Einflüsse verzehrt worden sein."

Interessante Beobachtungen über den Einfluß des Aschenregens auf das Plankton im Neapler Golfe konnte Lo Bianco gelegentlich des letzten Vesuvausbruches (April 1906) anstellen. Die während des Aschenregens herrschende Dunkelheit veranlaßte Planktonten und selbst Benthosformen zunächst zu einem Aufstieg in höhere Wasserschichten, so daß man an der Oberfläche am Tage Formen sehen konnte, die sonst nur zur Nachtzeit in diesen Schichten gefangen werden. Der auf das Meer niederfallende Aschenregen verursachte alsbald ein Massensterben; namentlich die höheren, oberen und mittleren Schichten waren ganz ohne Leben, während sich das Planktonnetz, sobald es über den Grund hinweggezogen wurde, alsbald mit sterbenden oder schon abgestorbenen Planktonten füllte. Ohne Zweifel ist die gefährliche Wirkung der vulkanischen Asche auf die Planktonten hauptsächlich, wenn nicht ausschließlich, eine mechanische. Wohl können sich fast alle zarteren Formen gegen mechanische Insulte durch reichlichere Schleimsekretion einige Zeit schützen; allein bei dem langanhaltenden Aschenregen verursachte die Schleimsekretion nur eine Verklebung der in immer größerer Menge auf den Körper auffallenden Ascheteilchen. Die erwähnten Planktonten sahen wie im Rauch geschwärzt aus und begannen infolge des durch die Asche erhöhten spezifischen Gewichtes langsam abzusinken, um am Meeresgrunde zu sterben; dasselbe Schicksal ereilte schließlich auch die Crustaceen, die wegen der großen Mengen der verschluckten Asche ebenfalls absanken. Aber es ist bezeichnend, daß sie sich noch am längsten am Leben erhielten, genau so wie die Copepoden des Triester Golfes, die, wie erwähnt, einer abnormen Aussüßung des Golfwassers noch am längsten zu widerstehen vermochten.

Es ist nicht unwahrscheinlich, daß bei einer solchen Aussüßung eines Meeresteiles so wie bei dem vulkanischen Aschenregen zunächst nicht durch chemische Reize, sondern ebenfalls durch mechanische Ursachen und zwar die von der Küste zugeführten Sinkstoffe die Dezimierung des Planktons herbeigeführt wird.

Zugleich mit der Vernichtung des Planktons konnte auch ein Verschwinden der direkt oder indirekt an das Plankton gebundenen

Digitized by Google

Fische (Sardinen, Sardellen, Makrelen) im Neapler Golf konstatiert werden. Erst gegen Ende Mai, als sich das vom Aschenregen schokoladebraun verfärbte Wasser geklärt und das Plankton erneuert hatte, stellten sich auch die erwähnten Fische und mit ihnen die Delphine im Neapler Golf wieder ein.

Literatur.

1. Apstein, C. (s. p. 7 Nr. 1).
2. Apstein, C. Das Plankton d. Colombosees auf Ceylon. Zoolog. Jahrb. Syst. Bd. 25. 1907.
3. Attlmayr, F. (s. p. 17 Nr. 1).
4. Bachmann, H. (s. p. 17 Nr. 2).
5. Barrois, Th. Contribution à l'étude de quelques lacs de Syrie. Revue biolog. du nord de la France. Bd. 7. 1894.
6. Berg, O., und Knauthe, K. Ü. d. Einfluß der Elektrizität auf den Sauerstoffgehalt unserer Gewässer. Naturw. Rundschau. Bd. 13. 1898.
7. Berghaus, H. Physikal. Atlas. 3. Aufl. J. Perthes, Gotha, 1892.
8. Brandt, K. (s. p. 46 Nr. 7).
9. Brauer, A. (s. p. 84 Nr. 3).
10. Burckhardt, G. (s. p. 71 Nr. 6).
11. Cleve, P. T. A Treatise of the Phytoplankton of the Northern Atlantic and its Tributaries. Upsala 1897.
12. Doflein, F. (s. p. 46 Nr. 11).
13. Euler, H. Über d. Einfluß d. Elektrizität auf den Sauerstoffgehalt der Gewässer. Biol. Cbl. Bd. 21. 1901.
14. Fischer, B. Die Bakterien d. Meeres. Erg. d. Plankton-Exped. Bd. 4. M. g. 1894.
15. Forel, F. A. (s. p. 47 Nr. 14).
16. Francé, R. H. Zur Biologie des Planktons. Biol. Cbl. Bd. 14. 1894.
17. Fuchs, Th. Über das infolge heftiger Stürme beobachtete Auftreten pelagischer Tiefseetiere an der Oberfläche des Meeres. Mitt. geogr. Ges. Wien. 1901.
18. Graeffe, E. (s. p. 97 Nr. 18).
19. Gran, H. H. (s. p. 71 Nr. 21).
20. Grassi, V. B., und Calandruccio, S. Fortpflanzung nnd Metamorphose des Aales. Deutsch von Doflein, F. Allg. Fischerei-Ztg. 22. Jhg. N. F. Bd. 12. 1897.
21. Günther, A. Report of the pelagic fishes. Rep. Challenger, Zoology. Bd. 31. 1889.
22. Haeckel, E. Die Radiolarien. Berlin, G. Reimer, 1862.
23. Haeckel, E. Planktonstudien. Jen. Z. f. Naturw. Bd. 25. N. F. Bd. 18. 1891.
24. Hofer; B. Die Verbreitung d. Tierwelt im Bodensee. Bodenseeforschungen. 10. Absch. Lindau. 1896.
25. Huitfeldt-Kaas, H. Planktonundersögelser i Norske Vande. Christiania, Nationaltrykk. 1906.
26. Keller, C. (s. p. 47 Nr. 23).
27. Knörrich, A. Studien ü. d. Ernährungsbedingungen einiger für die Fischproduktion wichtiger Mikroorganismen des Süßwassers. Forschungsberichte Plön. Bd. 8. 1901.

Digitized by Google

28. Kofoid, C. A. (s. p. 47 Nr. 27).
29. Krämer, A. (s. p. 97 Nr. 22).
30. Krümmel, O. in: Neumayer, G. v. Anleitung z. wissensch. Beobachtungen auf Reisen. Hannover, Jänecke, 1906.
31. Lemmermann, E. Das Plankton d. Weser bei Bremen. Arch. f. Hydrobiol. Bd. 25. 1907.
32. Lo Bianco, S. Le pesche abissali eseguite da F. A. Krupp . . . Mitt. zool. Station Neapel. Bd. 16. 1903.
33. Lo Bianco, S. Azione della pioggia di cenere, caduta durante l' eruzione del Vesuvio. Mitt. zool. St. Neapel. Bd. 18. 1906.
34. Lohmann, H. Unters. ü. d. Auftrieb d. Straße von Messina. Sitzb. Akad. Wiss. Berlin. Bd. 20. 1899.
35. Lorenz, J. v. (s. p. 17 Nr. 13).
36. Monaco, A. v. (s. p. 17 Nr. 14).
37. Nansen, F. Die Ursachen d. Meeresströmungen. Petermanns Mitteil. Bd. 51. 1905.
38. Nathansohn, A. Ü. d. Bedeutung vertikaler Wasserbewegungen für die Produktion des Planktons im Meere. Abh. math. phys. Klasse sächs. Ges. d. Wissensch. Leipzig Nr. 5. 1906.
39. Pfenniger, A. Zum Burgunderblut im Zürichsee. Neue Zürich. Ztg. 8. X. 1899.
40. Pfenniger, A. (s. p. 47 Nr. 86).
41. Schaudinn, F., und Römer, F. Vorl. Bericht ü. zoolog. Untersuchungen im nördl. Eismeer. Verh. d. deutsch. zool. Ges. 1899.
42. Schleiden, M. J. (s. p. 72 Nr. 39).
43. Schmidtlein, R. Vgl. Übersicht ü. d. Erscheinen größerer pelag. Tiere. Mitt. zool. St. Neapel. Bd. 1 u. 2. 1878, 1880.
44. Schott, G. (s. p. 98 Nr. 33).
45. Schröder, B. Das pflanzliche Plankton der Oder. Forschungsberichte Plön. Bd. 7. 1899.
46. Steuer, A. Die Entomostraken der Plitvicer Seen und des Blatasees. Annal. Naturh. Hofm. Wien. Bd. 13. 1899.
47. Thoulet, M. J. Océanographie (Dynamique). Paris, Baudoin, 1896.
48. Walter, A. Die Quallen als Strömungsweiser. Deutsche geogr. Blätter. Bd. 13. Bremen 1890.
49. Watanabe, H. Plankton and Tidal Currents. Annotat. japon. Bd 1. p. 70. 1897.
50. Woltereck, R. Ü. d. Entwicklung der Velella aus einer in der Tiefe vorkommenden Larve. Zool. Jahrb. Suppl. VII. 1904.
51. Woltereck, R. Plankton und Seenausfluß. Intern. Revue d. ges. Hydrobiologie. Bd. 1. 1908.

Digitized by Google

Kapitel III.

Methodik der Planktonforschung.

1. Fangapparate für qualitative Planktonforschung.

Während, wie wir eingangs schon erwähnten, Joh. Müller beim Beginn seiner Planktonstudien seine Untersuchungsobjekte durch mühevolle „mikroskopische Untersuchung des eingebrachten Seewassers" erlangte, besteht gegenwärtig der Planktonfang im wesentlichen in einem Filtrationsprozeß, durch welchen das im freien Wasser verhältnismäßig schütter verteilte Plankton auf einen kleinen Raum konzentriert wird. Dieser Zweck kann in zweierlei Weise erreicht werden.

1. Entweder findet die Trennung des Planktons von der flüssigen Materie, in der es suspendiert ist, schon innerhalb des Wassers statt, was durch Fischen mit besonders konstruierten Planktonnetzen bewerkstelligt wird, oder

2. es wird ein beliebig großes Wasserquantum aus der gewünschten Tiefe mit dem in ihm enthaltenen Plankton aufgebracht und die Filtration erst später besorgt. Wenn es sich dabei nur um oberflächliche Wasserschichten handelt, kann das Wasser nach dem Vorschlage Apsteins einfach mit einem Gefäße geschöpft und sodann in irgendeiner Weise filtriert werden. Zur Erlangung des Wassers aus tieferen Schichten bedient man sich entweder größerer Gefäße, die das Wasser in der gewünschten Tiefe einlassen, oder in neuerer Zeit der Pumpen.

Die Zahl der Apparate, die zur Erlangung des Planktons nach der einen oder anderen Methode im Laufe der Zeit ersonnen wurden, ist eine so große, die Verbesserungen, die an diesem oder jenem Apparat später angebracht wurden, sind so mannigfacher Art, daß es uns zu weit führen würde, alle Konstruktionen hier ausführlich zu beschreiben. Die Konstruktion eines Universalfangapparates, mit dem das gesamte Plankton eines Gebietes gesammelt werden könnte, wie es besonders für eine exakte, quantitative Planktonforschung erwünscht wäre, wird wohl schon wegen der so gewaltigen Größenunterschiede der einzelnen Planktonten und wegen der so verschiedenen Dichte ihrer Verteilung im Wasser, sowie endlich wegen der an verschiedenen Lokalitäten so wechselnden Komposition des Planktons kaum je gelingen.

Digitized by Google

Das einfachste der Planktonnetze, mit dessen Beschreibung wir beginnen wollen, stellt einen Beutel aus feinem Stoff dar, der, an einem Metallring wie ein Insektennetz befestigt, entweder an einer Stange oder an einer Leine durch das Wasser gezogen wird. Es entspricht diese horizontale Fischerei an der Wasseroberfläche der schon in der Einleitung erwähnten alten, unrichtigen Anschauung, daß der „Auftrieb" oder „pelagische Mudder" lediglich an der Oberfläche vorkomme, und erst später wurde in schiefer Richtung und endlich auch in vertikaler Richtung aus größeren Tiefen gefischt.

Als Netzzeug verwendet man heute fast allgemein das feine, seidene Müllergazegewebe, wie es in Mühlen zum Trennen des feinsten Mehles im Gebrauch ist. Es kommt in verschiedenen, nach Nr. 00—20 unterschiedenen Maschenweiten in den Handel. Die Wahl der Nr. hängt von der Größe der Planktonten ab, die man fischen will. Für größere Tiere (*Limnocalanus, Eurytemora, Leptodora*) verwendet Ekman Nr. 4 mit 23,5 Maschen pro qcm. Das Netz ist dann fein genug, um auch kleinere Planktonten zurückzuhalten, noch größere aber, wie *Mysis*, erfordern einen noch gröberen Netzstoff.

Von der gewöhnlich verwendeten Nr. 20 (Fig. 49) gehen nach Hensen auf den Quadratzentimeter Fläche 5926 Löcher. Die größten Maschen haben nach Lohmann bei ungebrauchten Zeugproben Längen zwischen 52 und 115 μ. Am häufigsten sind die Maschen 70—98 μ lang (in 85 % der Fälle). Bei längerem Gebrauch kann aber die Lochweite sich erheblich verringern.

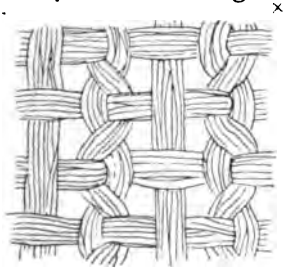


Fig. 49. Müllergaze Nr. 20. (Nach Lohmann.)

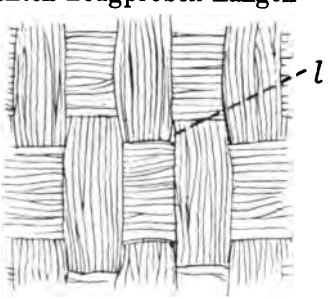


Fig. 50. Dichter Seidentaffet zum Filtrieren von Meerwasser (in gleicher Vergrößerung wie Fig. 49 und 77). (Nach Lohmann.)
l Lücken im Gewebe.

Als sehr fest und dicht empfiehlt Lohmann einen schweren, teueren Seidentaffet, der, wie ein Vergleich der beiden, bei gleich starker Vergrößerung gezeichneten Figuren (49 und 50) lehrt, fast gar keine Lücken im Gewebe aufweist und sich daher zur Filtration des „Mikroplankton", also der kleinsten Planktonten, sehr gut eignet. Für weniger minuziöse Fischerei und größere Netze kann auch ein Wollgewebe, Baumwollkaliko, Kongreß- oder Vorhangstoff oder sog. Käsetuch (nach Heincke ein kräftiges, lockeres Leinengewebe, das in der Landwirt-

Digitized by Google

schaft zur Trennung des weißen Quarkkäses von den flüssigen Teilen der Milch gebraucht wird) in Verwendung kommen, das man dann aber bei der marinen Planktonfischerei mit Vorteil vorher mit irgendeinem der bei der Marine üblichen Konservierungsmittel (Eintauchen in eine Abkochung von Eichenlohe) imprägniert. Der teuere Müllergazestoff findet dann nur bei dem sogenannten Eimer Verwendung, den wir nun zu besprechen haben.

Bei den alten Müllernetzen sammelte sich nämlich das Plankton nach dem Aufholen des Netzes in dem Netzzipfel an; man mußte warten, bis alles Wasser abgelaufen war, wobei natürlich das Plankton schließlich, wenn auch nur für kurze Zeit, trocken zu liegen kam, und tauchte sodann das umgestülpte Netzende in ein mit Wasser gefülltes, weithalsiges Glas. Durch Anbringen eines Gefäßes am Ende des Netzbeutels, in dem sich das gefangene Plankton ansammelt, kann in der einfachsten Weise verhindert werden, daß das Plankton direkt mit der freien Luft in Berührung kommt. Ist das Gefäß oder der Eimer aus Glas, so kann man sich sofort nach dem Fange mittels einer Taschenlupe über die Zusammensetzung des gesammelten Planktons orientieren. Durch eine entsprechende Metallfassung kann der Glaseimer vor dem Zerschlagenwerden an der Bordwand oder, wenn das Netz zufällig auf Steingrund aufstößt, geschützt werden. Mittels eines Gewindes oder einfachen Bajonettverschlusses läßt er sich leicht von dem unteren Metallring des Netzbeutels abnehmen. Ist das Sammelgefäß aus Metall, so erfolgt die Entleerung desselben gewöhnlich durch ein an seinen Boden angelötetes Rohr, das mittels eines Hahnes oder, wenn über das Ablaufrohr ein kurzer, biegsamer Schlauch gesteckt ist, mittels eines Klemmringes oder eines Stöpsels geschlossen werden kann.

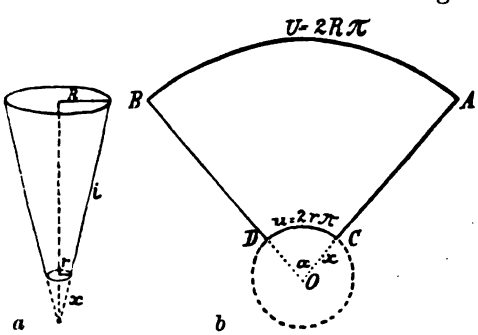


Fig. 51. Muster zur Anfertigung eines Planktonnetzes. (Nach Apstein.)

Wie erwähnt, ist die Form des Netzbeutels gewöhnlich eine konische. Bei der Konstruktion des Netzbeutels hat man sich nach Apsteins Angaben zunächst ein Muster, einen „Schnitt" aus Papier zu entwerfen.

„Vervollständige ich den abgestumpften Kegel (Fig. 51 a) und bezeichne mit x die Mantelhöhe der ergänzten Spitze, so verhält sich $x : x + i = r : R$; daraus folgt $x = \frac{ri}{R - r}$.

Digitized by Google

Denken wir uns den Kegelmantel aufgerollt (Fig. 51 b), so muß sich der Umfang des Kreises, den ich mit dem Radius $x (= 2x\pi)$ schlagen kann, zu $2r\pi$ verhalten wie $360^0 : \alpha$; also $\frac{2x\pi}{2r\pi} = \frac{360}{\alpha}$; daraus folgt: $\alpha = \frac{360 \cdot r}{x}$."

Bei den von Hensen und Apstein konstruierten quantitativen Planktonnetzen beträgt

1. für das kleine Netz:

$R = 12{,}5$ cm, $r = 2$ cm, $i = 40$ cm, $x = 7{,}619$ cm, $\alpha = 94{,}5^0$,

2. für das mittlere Netz:

$R = 20$ cm, $r = 3$ cm, $i = 100$ cm, $x = 17{,}65$ cm, $\alpha = 61{,}2^0$,

3. für die beiden großen Netze:

$R = 45$ cm, $r = 18{,}5$ cm, $i = 100$ cm, $x = 30{,}63$ cm, $\alpha = 124^0$.
(47,6 cm) (20 cm) (152 cm) ($20^0 52'$)

Die Größen der Netze für die qualitative Fischerei richten sich nach den Objekten, die gefangen werden sollen. Der Botaniker wird sich mit den kleinsten Modellen begnügen können, kleinere, gedrängt vorkommende Zooplanktonten mit geringer Eigenbewegung werden geringere Netzdimensionen erfordern als große und nur spärlich vorhandene Planktontiere, wie etwa große Quallen und Salpen, oder solche, die durch wenige rasche Bewegungen flüchten können, wie manche Copepoden und Jungfische.

Bei dem von der deutschen Tiefsee-Expedition benutzten Vertikalnetz (Fig. 52) betrug die Länge des Netzbeutels ungefähr 4 m. Es ist vorteilhaft, den Netzbeutel zum Schutze mit einem Überzug aus einem derberen, weitmaschigen Netzzeug zu versehen und außerdem ist der Eimer durch einige Schnüre mit dem Ring der oberen Netzöffnung zu verbinden. Die Schnüre sind etwas kürzer gezogen als die Mantelhöhe (i Fig. 51) des Netzbeutels beträgt, um den starken Zug zu vermindern, dem der Netzbeutel beim

Fig. 52. Vertikalnetz nach Chun (phot. F. Winter).

Digitized by Google

Ziehen ausgesetzt ist und damit ein Zerreißen des zarten Gewebes zu verhindern.

Der Ringdurchmesser dieses Netzes beträgt 1,5—2,5 m. Durch an den Eimer gehängte Gewichte kann man ein rascheres Absinken des Netzes bei Vertikalfängen und ein Fischen in größeren Tiefen bei Horizontalfängen bewirken.

Eine nicht kreisrunde sondern viereckige Mündung zeichnet das große Richardsche Vertikalnetz aus (filet vertical à grand ouverture ou filet Richard) mit seinem konischen Netzbeutel aus Packtuch und einer Öffnung von 9—25 qm. Ein konischer Einsatz aus Tuch verhindert wie bei Fischreusen das Entweichen der gefangenen Tiere.

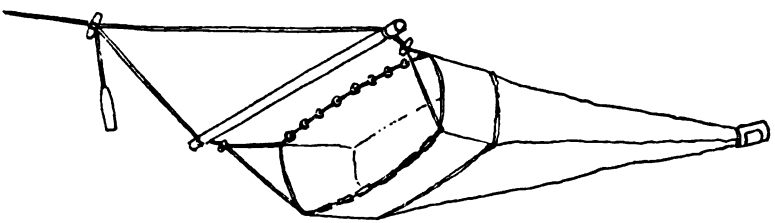


Fig. 53. Triester Planktongrippo nach Cori. (Original.)

Nach Art eines Grundnetzes (grippo) ist der von Cori beschriebene Planktongrippo (Fig. 53) konstruiert. Der Netzbeutel ist hier nicht konisch, sondern pyramidenförmig, die Einströmungsöffnung auch hier viereckig und mittels Spagatverschnürung an einem Tau befestigt, an dem sich in der bei Grundschleppnetzen üblichen Weise oben eine Reihe von Korkstücken, unten eine Anzahl von Bleiplatten befinden, die zur Erweiterung der Netzöffnung beim Fischen dienen sollen. Zu beiden Seiten sind weiters zwei Stäbe angebracht, und durch die an ihren Enden befindlichen Schnüre wird in der aus der Zeichnung ersichtlichen Weise mittels einfacher Holzknebel die Befestigung des ganzen Netzes an einer Leitstange bewirkt, von deren Mitte die Zugleine abgeht. Das Gewicht an der Leitstange erleichtert wieder das rasche Absinken des Netzes und ermöglicht auch annähernd horizontales Fischen in größeren Tiefen.

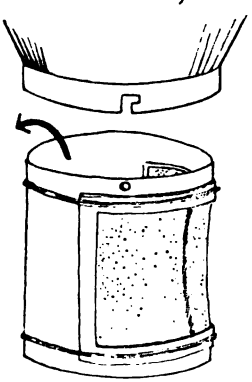


Fig. 54. Netzeimer mit Bajonettverschluß nach Cori (Original).
Der Pfeil deutet an, auf welcher Seite der Fang in das Sammelglas geschüttet wird.

Ein Fortschritt ist in der Konstruktion des Sammelgefäßes zu verzeichnen (Fig. 54). Bei den gebräuchlichen qualitativen Netzen (v. Apstein,

Digitized by Google

Helgoländer Brutnetz) bildet den Boden des Eimers ein straff gespanntes Gazestückchen, das mittels eines Klemmringes an dem Eimer befestigt wird. Nach dem Fischzug kommt somit, wie bei dem alten Müllernetz, das Plankton ins Trockene, der Klemmring muß losgeschraubt und in umständlicher Weise das Plankton von dem Gazestückchen abgeschabt werden. In unserem Falle hat der Eimer einen Metallboden, dafür einen seitlichen, doppelfenstrigen Ausschnitt, über den das vorher angefeuchtete Gazestück gespannt und durch einen darüber gelegten Rahmen mittels Schrauben festgehalten wird. Es sammelt sich also nach dem Aufziehen des Netzes der Fang in dem geringen Wasserquantum, dessen Niveauhöhe durch

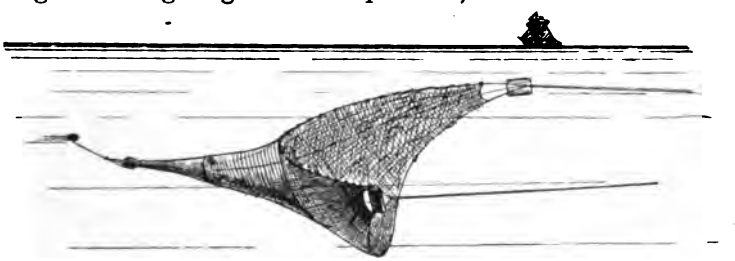


Fig. 55. Oberflächenkurre. (Nach Monaco.)

den unteren Fensterrand gegeben ist und wird an der durch den Pfeil angedeuteten, dem Fenster gegenüberliegenden Seite des Eimers in das Sammelgefäß gebracht. Die Befestigung des Eimers geschieht wieder mit Hilfe des schon von J. de Guerne, Besana u. a. verwendeten Bajonettverschlusses.

Das Netz läßt sich wegen seiner einfachen Befestigung mittels der Holzknebel leicht abmontieren und reinigen und nimmt, zusammengerollt, einen sehr kleinen Raum ein.

Der beschriebene Planktongrippo erinnert in seinem Bau an die von Monaco schon 1887 erfundene Oberflächenkurre (Fig. 55), die ebenfalls einem Grundnetz, dem „ottertrawl", nachgebildet ist. Sie dient hauptsächlich zum Fange aller größeren Planktonformen der oberflächlichen Meeresschichten, die mit den anderen gebräuchlichen Netzen entweder gar nicht oder nicht in genügender Menge erbeutet werden können.

An dem Netz fallen uns zunächst die großen seitlichen Flügel auf, die wie bei gewissen Grundnetzen zur Vergrößerung des abfischbaren Gebietes dienen. An ihren Enden befinden sich sog. Scherbretter, d. s. oben mit Kork, unten mit Bleiplatten eingesäumte Holzplatten, die sich im Wasser, sobald das Netz gezogen wird, voneinander

Digitized by Google

ander zu entfernen trachten. Das Entweichen der gefangenen Tiere wird durch eine im Netzsack angebrachte Falle vereitelt.

Fig. 56. Helgoländer Dreischerbretternetz oder Obertrawl. (Nach Heincke.)
Die vordere dreieckige Öffnung von je 15 m Seitenlänge und rund 100 qm Öffnungsfläche ist aufgespannt. An dem unteren Winkel des Dreiecks ist das untere Scherbrett befestigt. An den oberen Ecken sieht man je 2 Kauschen zur Befestigung an den oberen beiden Scherbrettern.

In etwas verbesserter Form und in riesigen Dimensionen hergestellt, dient dieses Netz als „neues Helgoländer Obertrawl“ oder „Dreischerbrettternetz“ (Fig. 56) gegenwärtig der deutschen wissenschaftlichen Kommission für die internationale Meeresforschung zum Fange von größeren Larven und kleinen Jungfischen im freien

Digitized by Google

Wasser. „Es ist ein 34 m langer, konisch zulaufender Netzbeutel von Hanfgarn, mit vorderer dreieckiger Mündung, jede Dreieckseite 15 m lang mit einer Gesamteingangsfläche von rund 100 Quadratmetern. Die Maschen sind vorn am Eingang 80 mm weit und verkleinern sich ganz allmählich bis auf 5 mm im Steert des Netzes. Das Offenhalten des Netzbeutels geschieht durch die starken, eisenbeschlagenen Scherbretter nach Art der Scherbretter der Grundnetze; zwei davon sind ganz gleich, eines aber etwas abweichend gestaltet und befestigt und stärker beschwert. Dieses dritte Scherbrett befindet sich, wenn das Netz fischt, seiner größeren Schwere wegen stets unten, an ihm ist also dann die nach unten gerichtete Spitze der dreieckigen Netzmündung befestigt, während die beiden anderen Scherbretter an den Enden der nach oben gewendeten Dreieckseite befestigt sind." Als Vorzüge des Netzes werden leichte Handhabung trotz der sehr bedeutenden Größe und die Möglichkeit einer ziemlich schnellen Fahrt mit diesem Netze (3, 4 und mehr Seemeilen Fahrt pro Stunde) hervorgehoben.

Zum Fange größerer Organismen dient weiter auch das Hjortsche Netz mit seinem unhandlichen Ring an der Mündung von 5—7 m Durchmesser.

Wir haben noch der bei der Planktonfischerei verwendeten Seile Erwähnung zu tun. Wo mit der Hand gefischt wird, sind Hanfseile anzuwenden (Flaggenleinen); für kleine Oberflächennetze genügen solche von 5 mm Durchmesser, für Brutnetze sind Leinen von $1^1/_2$—2 cm nötig. Wo Winden mit Handbetrieb oder Dampfwinden in Verwendung kommen, müssen Stahltrossen benützt werden, die auf einer Trommel der Winde aufgerollt werden. Apstein verwendet Stahltrosse von 3,9 mm Dicke, bestehend aus einer Hanfseele und 24 dünnen Drähten; für Tiefseefänge müssen sie entsprechend stärker genommen werden.

Nicht unerwähnt soll bleiben, daß man in manchen Fällen auch direkt Grundnetze zum Fangen größerer Zooplanktonten in Anwendung bringen kann. Im Triester Golf wird man z. B. bisweilen Quallen vergebens an der Meeresoberfläche suchen, während Grundnetze sie in Mengen zutage fördern, was schon Graeffe im Jahre 1883 bemerkte und ihn zu der Annahme veranlaßte, daß sich die Acalephen in der Tiefe „an Algen und anderen Gegenständen festklammern."

Zum Einsammeln der über dem Boden schwebenden Planktonten wurden sog. „Schlittennetze" konstruiert, die auf Kufen oder Rädergestellen angebracht, etwa $^1/_3$—1 m über dem Boden hinweg fischen. Solche Netze wurden u. a. von Hensen und Aurivillius angewendet.

An der Oberfläche treibendes „Makroplankton" (also Quallen,

Digitized by Google

Salpen, Jungfische u. dgl.) wird bei der Zartheit der Objekte am besten in weithalsige Gefäße geschöpft. Aber auch dabei zerreißen besonders zarte Formen, wie *Eucharis*, leicht, wenn man nicht sehr vorsichtig zu Werke geht. Werden die Tiere in tieferem Wasser gesehen, so erzeugt man erst an der Oberfläche einen Wirbel, der sie langsam an die Oberfläche bringt, von wo aus sie dann leicht in das Sammelglas geschöpft werden können.

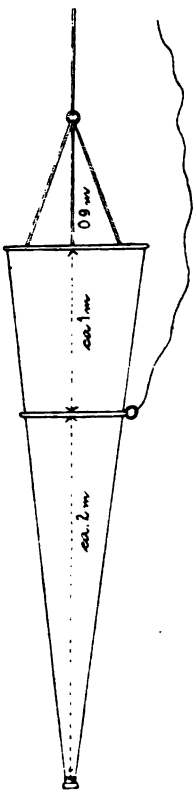


Fig. 57. Helgoländer Brutnetz. (Nach Heincke.)

In vielen Fällen ist es wünschenswert, Plankton nur aus einer bestimmten Tiefe zu erhalten. Es müssen dann Netze konstruiert werden, die geschlossen in die gewünschte Tiefe versenkt werden, sich dort öffnen und fischen und sodann wieder geschlossen aufgebracht werden können („Schließnetz"). Daß das Netz geschlossen versenkt wird, scheint nicht immer unbedingt nötig, da z. B. Burckhardt beobachtet hat, „daß beim Hinunterlassen das Netz ganz leer blieb", und bei gewissen Fragen ist es tatsächlich nicht von Belang, wenn auch etwas Plankton beim Versenken des Netzes schon eingebracht wird (Fischeier).

Ein Schließnetz einfachster Art stellt das „Helgoländer Brutnetz" (Fig. 57) dar, das durch zwei voneinander weit abstehende große Reifen aus spanischem Rohr offen gehalten wird. Beim Fischen dient das am ersten, vorderen Reifen befestigte Tau als Zugleine, während durch einen Zug an der zweiten, am hinteren Reifen befestigten Leine ein, wenn auch nicht exakter, so doch für viele Zwecke ausreichender Verschluß des Netzes herbeigeführt wird, indem dann der vordere und hintere Teil des Netzes wegen ihrer Schwere einfach zu beiden Seiten des hinteren Reifens absinken.

In einer von dem Fischmeister Lornsen verbesserten Form dient es jetzt als „Helgoländer Scherbrutnetz" (Fig. 58) zum Fange von Fischeiern und -larven den Teilnehmern der „internationalen Meeresforschung". Die Mündung des Netzes ist hier viereckig, und an ihrer unteren Seite befindet sich ein schräg nach unten geneigtes, feststehendes Scherbrett; dieses Brett verhindert durch den Widerstand, den es beim Zuge durch das Wasser diesem entgegensetzt, unter Erzeugung eines schräg nach unten wirkenden Gegendruckes den fast unvermeidlichen Auftrieb des

Digitized by Google

Netzes aus der Tiefe an die Oberfläche. Das Netz fischt auf diese Weise sehr gut in einer konstanten, nahezu durch die Länge der ausgegebenen Leine bestimmten Tiefe und ermöglicht es, bestimmte Tiefenregionen nach Eiern und Larven abzufischen (Heincke).

Eine weitere Type einfacher Schließnetze stellen jene dar, bei denen der Verschluß durch Zuschnüren des Netzbeutels etwa in seiner Mitte bewerkstelligt wird.

Das Turbyne-Netz z. B., „welches bei den Forschern an der Station zu Granton in Schottland in Gebrauch steht, wird mit Hilfe von zwei Leinen in Tätigkeit gesetzt. Die eine ist die Schleppleine, die andere bewirkt, je nachdem sie

Fig. 58. Helgoländer Scherbrutnetz. (Nach Heincke.)

schlaff oder gespannt erhalten wird, durch Einschnürung das Öffnen und Schließen“ (Monaco).

Das früher viel verwendete, horizontal fischende „Tannernetz“ ist so eingerichtet, daß es mit Hilfe fallender Gewichte abgeschnürt werden kann, so daß der abgeschnürte Teil dann nichts mehr fängt. Offen hinabgelassen wird weiter auch das sog. Nansensche Schließnetz.

Etwas komplizierter schon ist der von Marsh konstruierte und im Green Lake (U. S. A.) erprobte Apparat (Fig. 59). Der Mechanismus, der den Netzverschluß herbeiführt, besteht hier aus einem Messingrahmen von 15 cm Länge (*A*), in dem ein zweiter, etwas größerer, dafür schmälerer Metallrahmen sich nur wenig auf- und ab-

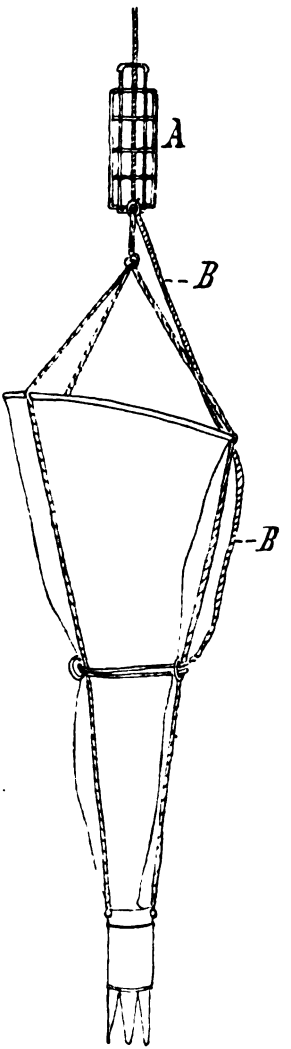


Fig. 59. Schließnetz nach Marsh. (Nach Marsh.)

Digitized by Google

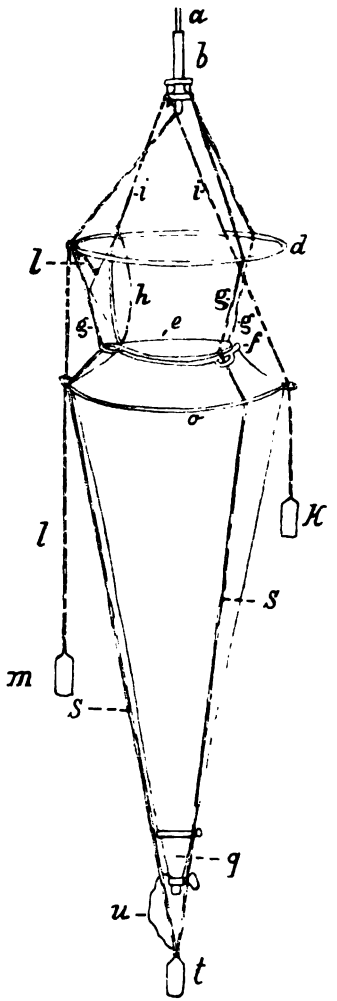


Fig. 60. Vertikalschließnetz nach Burckhardt. (Nach Burckhardt.)

fixe Aufhängeleinen,
– – bewegliche Schnüre.

a Drahtseil, *b* Coris Auslöseapparat, *d* großer oberer Reif, *e* Reif an der Netzöffnung, *f* Tragreif mit Ösen, *g* Aufhängeschnüre desselben, *h* Deckel, *i* Schnur, *k* Gewicht, beide zum Schluß des Deckels, *l* Schnur, *m* Gewicht, beide zum Offenhalten des Deckels, *o* unterer großer Reif, *q* Trichter mit Ausflußhahn, *s* Schnur zum 3 kg-Gewicht, *t* 3 kg-Gewicht, *u* Schnur für das Trichtergewicht.

bewegen kann. Zwischen den beiden unteren Schmalseiten der Rahmen ist eine Feder angebracht, die dieselben auseinanderhält. An dieser Auslösevorrichtung ist nun zunächst das Netz dauernd durch eine Leine *B* befestigt, die später den Netzbeutel abzuschnüren hat. Die drei Schnüre, die von dem großen Ring der Netzöffnung ausgehen, vereinigen sich wieder zu einem Ringelchen. Durch dieses ist ein dünner, leicht zerreißbarer Faden gezogen, der um die beiden obenerwähnten, vorher auseinandergepreßten Schmalseiten der beiden Metallrahmen geschlungen und verknotet ist.

Nun kann das Netz in die gewünschte Tiefe versenkt und hierauf eine beliebige Strecke vertikal nach aufwärts gefischt werden. Soll dann das Netz geschlossen werden, so genügt ein kräftiger Ruck an der Zugleine, um den dünnen Faden zu zerreißen, wobei die Feder die beiden Metallrahmen aneinandertreibt, das Ringelchen wird frei, der obere Teil des Netzbeutels sinkt ab, und durch das Gewicht des ganzen Netzes wird nun die Schlinge der Leine *B* angezogen und damit der Verschluß hergestellt.

Wir haben zugleich mit diesem Apparat ein Schließnetz kennen gelernt, das speziell für vertikale Fischerei eingerichtet ist.

Ebenfalls durch Einschnüren des Netzbeutels wird der Verschluß bei dem von Bruce beschriebenen Scotia-Schließnetz herbeigeführt (Scotia-Closing-Plankton-Net). Das Netz wird ebenfalls offen und vertikal versenkt; eine Feder gibt durch ein abgelassenes Fallgewicht die Zugtaue der Netzöffnung frei.

Bei dem Vertikalschließnetz von

Digitized by Google

Burckhardt (Fig. 60) wird der Verschluß nicht durch Einschnürung des Netzbeutels, sondern durch einen Deckel hergestellt, der die Netzmündung zu schließen vermag.

Das Netz ist nach Birges Vorgang konstruiert, der Auslöseapparat dem Corischen horizontalen Schließnetz entnommen; er besteht im wesentlichen aus zwei auf einem Metallstück beweglich montierten Haken, die die Netzschnüre zu tragen haben, welche sie nacheinander freigeben, wenn an der Zugleine verschieden breite Fallgewichte herabgelassen werden und auf die Auslösevorrichtung anschlagen.

Fig. 61. Apsteins Klappenschließnetz (oberer Teil). (Nach Apstein.)

Der Verschluß des Burckhardtschen Vertikalschließnetzes wird, wie erwähnt, durch einen flachkonischen Deckel (*h*) aus starkem Weißblech bewerkstelligt. „Dieser Deckel umschließt mit seinem Rand genau den Reif an der Öffnung des Netzes (*e*), der mit weichem Wollenstoff umwickelt und darüber mit Barchent umkleidet ist. An diesem Reif ist er durch ein Scharnier befestigt. Des Deckels wegen kann das Netz nicht an diesem Reif aufgehängt werden, sondern die drei Schnüre (*g*) wurden an einem zweiten Reif von gleichem Durchmesser (*f*) befestigt, der zu diesem Zweck drei nach außen vorstehende Ösen trägt. Dieser zweite Reif läuft unter dem ersten um den Barchent des Hensenschen Kegels und trägt so das ganze Netz. Von den Ösen dieses Reifens laufen die drei Schnüre zu dem großen Reif an der Basis des erwähnten Kegelaufsatzes (*o*), von da nach unten (*s*) und vereinigen sich unter dem Eimer, wo sie ein 3 kg schweres Gewicht (*t*) tragen. An diesen Vereinigungspunkt ist auch der Eimer (*q*) lose festgebunden (*u*), damit das Netz beim Hinunterlassen nicht in Unordnung komme.

Wenn das Netz offen ist, steht der Deckel senkrecht. Damit dies möglich sei, wurde etwa 50 cm über der Netzöffnung ein vierter Reif (*d*) befestigt, der denselben Durchmesser hat, wie der an der Basis des Aufsatzkegels (*o*). Am Deckel hängen an Schnüren zwei Gewichte, das eine (*m*, 0,7 kg) öffnet ihn oder hält ihn offen, seine Schnur (*l*)

Digitized by Google

läuft durch eine Öse des oberen (*d*) und des unteren (*o*) großen Reifens. Das zweite, 1,2 kg schwere (*k*) schließt den Deckel; die dasselbe tragende Schnur (*i*) passiert unter dem oberen (*d*) und über dem unteren (*o*) großen Reif." Einfacher in der Konstruktion ist jedenfalls das Apsteinsche Klappenschließnetz (Fig. 61). Bei diesem handelt es sich um ein quantitatives Hensensches Plankton-

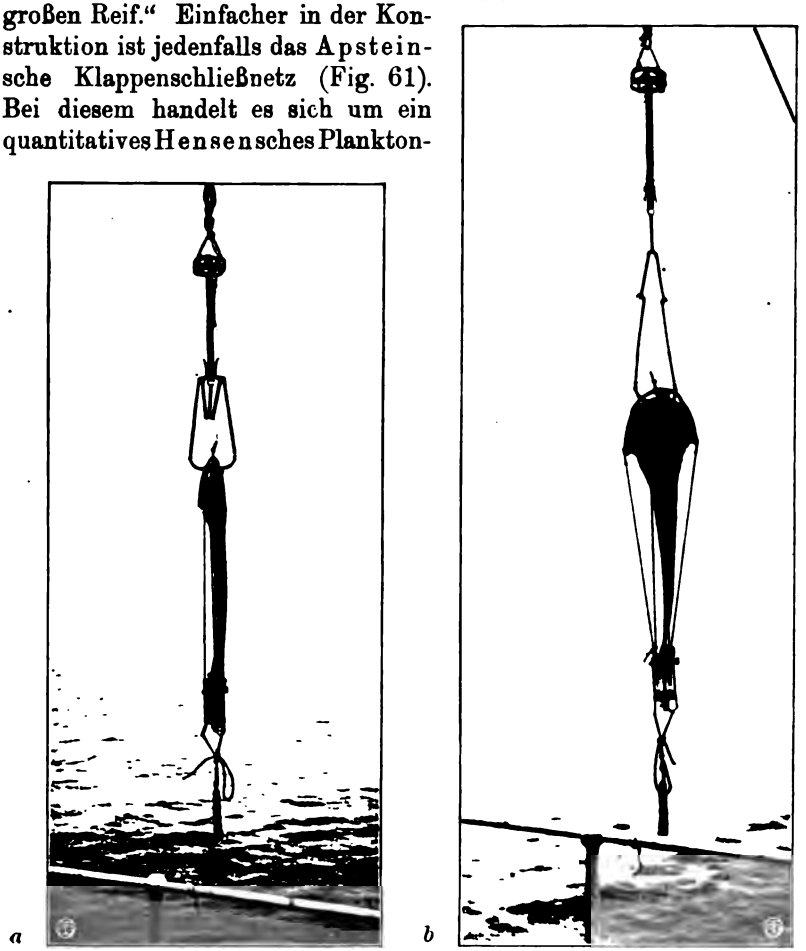


Fig. 62. Petersens vertikales Schließnetz. (Nach Chun.)
a vor dem Hinablassen, *b* nach dem Aufkommen.

netz (s. darüber später!), dessen Öffnungen durch zwei aufgesetzte Klappen zu verschließen sind. Diese Klappen werden geöffnet und durch Halteschnüre an einem Ausschnappapparat befestigt. Das Netz wird offen ins Wasser gelassen und füllt sich nun mit Wasser, das von außen durch die Gaze hineinfiltriert, also keine Organismen

Digitized by Google

enthält. Auch beim Hinunterlassen geht der Wasserstrom durch die Netzwand zur Netzöffnung heraus. Hat das Netz die gewünschte Tiefe erreicht, so wird es eingeholt. Hat es eine bestimmte Schicht durchfischt, so wird durch ein nachgeschicktes Fallgewicht der Ausschnappapparat in Tätigkeit gesetzt, die Schnüre fallen ab, und die Deckel schließen die Netzöffnung.

Wesentlich anders gebaut ist das Vertikal-Schließnetz der italienischen „Vettor-Pisani"-Expedition, das nach seinem Erfinder, dem Kommandanten des Schiffes, Palumbo-Netz genannt wird. Hier wird der Verschluß beim Hinablassen des Netzes lediglich durch den Gegendruck des Wassers bedingt, und das Netz öffnet sich, sobald die Bewegung nach abwärts aufhört. Den Verschluß des Netzes veranlaßt ein über dem Netze angebrachtes Umkippthermometer, das beim Umkippen ein Fallgewicht freigibt, durch welches das Zusammenklappen des Netzes veranlaßt wird.

Ein Abkömmling dieses Palumbo-Netzes ist das Petersensche vertikale Schließnetz (Fig. 62). Bei diesem fungiert als Auslösevorrichtung der uns schon von früher bekannte, in einem Metallgestell montierte Propeller. Im Prinzip liegt folgende einfache Idee dem Schließnetze zugrunde: Wird der eiserne Rahmen des Netzes durch zwei Scharniere zum Auf- und Zuklappen eingerichtet, so muß das Netz bei dem Ziehen durch das Wasser sich öffnen, wenn es an zwei Drähten angezogen wird, die an den Scharnieren befestigt sind. Umgekehrt muß es sich schließen, wenn zwei Drähte in rechtem Winkel zu den vorigen an den Mittelpunkten der beiden Netzrahmen anziehen (Chun).

Fig. 63. Schließnetz der Plankton-Exp. (Klischee Zwickert.)

Mit diesem Netz arbeitete seinerzeit Chun im Golf von Neapel, und Monaco verwendete es in etwas veränderter Form bei seinen Untersuchungen an Bord der „Hirondelle", zweifelte aber an dem sicheren Verschluß des Netzes. Chun hat daher die Konstruktion des Netzes in neuerer Zeit wesentlich verbessert, und es leistete ihm bei der deutschen Tiefseeexpedition vorzügliche Dienste.

Auch bei dem während der Planktonexpedition gebrauchten

Digitized by Google

Schließnetze erfolgt der Verschluß durch Zusammenklappen der beiden Netzrahmen (Fig. 63).

Eine weitere Modifikation dieser Netztype stellt endlich das „Midwater-Townet" von G. H. Fowler dar, bei dem aber statt des Propellers wieder Fallgewichte in Anwendung kommen. Die hier viereckige Netzmündung wird durch zwei Bügel auseinandergehalten, die beim Verschluß des Netzes gegen einen mittleren größeren Rahmen zusammenklappen. Die ähnlich wie beim vorigen Netz wirkende Aufhänge- und Auslösevorrichtung ist in einem Gerüst aus Teakholz untergebracht.

Im Gegensatz zu vertikal fischenden Schließnetzen ist die Mündung bei den Horizontalschließnetzen nicht parallel, sondern senkrecht zur Wasseroberfläche gestellt und meist nicht kreisrund, sondern viereckig bzw. quadratisch. Der Verschluß kann wieder entweder durch irgendwelche Deckel oder Klappen bewerkstelligt werden oder aber nach Art des Petersen-Netzes durch Zusammenklappen der mit Scharnieren aneinandergefügten Rahmenteile herbeigeführt werden.

Einfach im Bau und nur für geringe Tiefen berechnet ist der von Lakowitz konstruierte Apparat. Auf den quadratischen Messingrahmen passen hier zwei nach außen sich öffnende Klappen, die durch Zugschnüre nach Belieben geöffnet und geschlossen werden können.

Etwas komplizierter schon ist Coris horizontales Schließnetz. Der quadratische Netzrahmen ist aus zwei horizontalen Bandeisen und zwei vertikalen Rundeisen angefertigt; letztere dienen der horizonten Verschlußschiene zur Führung. An ihr und an dem unteren Bandeisen ist der Netzsack angenäht. Beim Hinabfallen der Verschlußschiene schließt sich die Netzöffnung. „Damit sich die seitlichen Teile des Netzsackes beim Schließen zur Erzielung eines prompten Verschlusses in Form von zwei Falten zwischen die Verschluß- und die untere Querschiene legen, ist noch eine an die beiden Verschlußstücke mit Scharnieren versehene Klappvorrichtung angebracht, an welche die seitlichen Teile des Netzsackes angenäht sind. Die Klappvorrichtung besteht jederseits aus einem Paar von Bandeisenstücken, welche sich beim Schließen in Form von zwei horizontal gestellten mit den Spitzen gegeneinander gekehrten $><$ aufeinanderlegen."

Die Auslösevorrichtung dieses Netzes wurde von Hatschek konstruiert und schon früher (siehe Vertikalschließnetz von Burckhardt, S. 133) kurz beschrieben.

Nach Hofer arbeitet dieser Apparat „außerordentlich zuverlässig", Burckhardt dagegen findet, daß weder der Verschluß ganz sicher

Digitized by Google

noch ein genau horizontales Fischen möglich ist; endlich kann auch das durchfischte Wasserquantum nicht genau bestimmt werden.

Auch bei dem Voigtschen Schließnetz wird das Öffnen und Schließen durch Fallgewichte bedingt. Zum Verschluß der auch hier viereckigen Netzöffnung dient eine Klappe, die zu Beginn des Fischens auf ein vor der Netzöffnung befindliches Eisengestell fällt. Das Niederfallen des zweiten Fallgewichtes gibt den Netzrahmen frei, der nun selbst auf die vor ihm liegende Klappe fällt, und damit ist das Netz geschlossen.

Eigenartig in der Erfindung, doch leider zu kompliziert und delikat in der Konstruktion ist das sogenannte Courtinenschließnetz von Monaco (Fig. 64). Will man mit diesem Netz fischen, so hat man zunächst in die gewünschte Tiefe ein Drahtseil hinabzulassen, an dessen Ende ein je nach der Tiefe wechselndes Gewicht (Hemmungspuffer) befestigt wird. Das geschlossene, auf das Seil aufgefaßte Netz gleitet nun an demselben nach abwärts, öffnet sich durch den Anprall an dem Hemmungspuffer, indem dabei durch die an den Zahnleisten entlang rollenden Zahnräder ein Vorhang aufgeht. Mit dem so geöffneten Netz kann nun horizontal gefischt werden. Ist die Fischerei beendet, so läßt man an dem Seile ein Fallgewicht in die Tiefe gleiten, welches den aufstehenden Rahmen abwärts drückt. Wieder wird durch die Zahnleisten und Zahnrädchen die Vorhangsrolle in Bewegung gesetzt, doch diesmal in entgegengesetzter Richtung, und damit schließt sich die Netzöffnung. Nun kann das Netz emporgezogen werden. Auch dieses Netz hat sich, wie Richard angibt, auf die Dauer nicht bewährt.

Fig. 64. Monacos horizontal fischendes Courtinen-Schließnetz. (Nach Monaco-Marenzeller.)
Geschlossen, absinkend. Das Öffnen geschieht im nächsten Augenblick, sobald die Stange (↓) den Hemmungspuffer erreicht.

Nicht minder subtil sind die beiden von Giesbrecht konstruierten horizontalen Schließnetze, die er Fall- und Flügelschließnetz nennt, und das Schließnetz von Richard, das sich im Prinzip auf die Giesbrechtschen Netze zurückführen läßt (Fig. 65).

Allen diesen Netzen eigentümlich ist ein aus vier, miteinander durch Scharniere verbundenen Stäben hergestellter, viereckiger, vertikaler Netzrahmen, der an der vorderen, vierkantigen Stange eines

Digitized by Google

zweiten fixen Rahmens so montiert ist, daß er sich an dieser Stange als Führung auf- und niederschieben läßt. Von dem Netzrahmen nach hinten bis zu dem in der Mitte der hinteren fixen Rahmenstange befestigten kegelförmigen Gefäß ist ein Netzsack ausgespannt, der indessen nur gewissermaßen als Atrium zu dienen hat, während der eigentliche Netzbeutel erst an dem hinteren Ende des kegelförmigen Gefäßes befestigt ist; in dem Gefäß selbst ist durch eine nur gegen den Netzbeutel sich öffnende Klappe einem Entweichen des bereits gefangenen Planktons vorgebeugt.

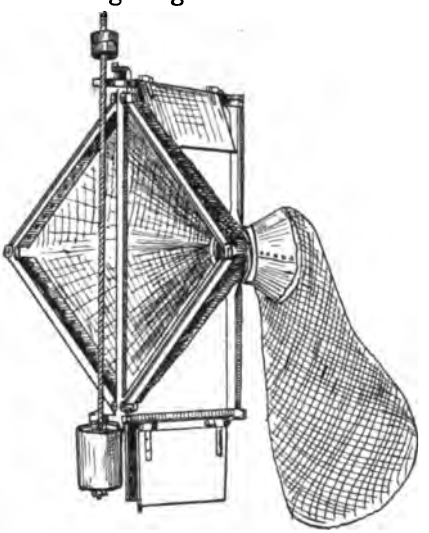


Fig. 65. Fallschließnetz nach Giesbrecht-Richard. (Nach Richard.)

Wie erfolgt nun Öffnen und Schließen des Apparates? Ein von unten nach aufwärts wirkender Druck nähert die beiden unteren Stäbe des Netzrahmens den beiden oberen und führt so den Verschluß des Netzes herbei. Werden nun die beiden oberen Stäbe des Netzrahmens an ihrer Verbindungsstelle an der als Führung dienenden vertikalen Stange festgehalten und hört der von unten wirkende Druck auf, so fallen die beiden unteren Stäbe des Netzrahmens hinab, und das Netz öffnet sich. Lasse ich darauf die beiden oberen Stäbe des Netzrahmens los, so gleiten sie an der Vertikalstange nach abwärts, fallen auf die beiden unteren Stäbe des Netzrahmens, und damit ist das Netz wieder geschlossen.

Bei den Giesbrechtschen Netzen werden die beiden oberen Stangen (L in Fig. 66) des Netzrahmens mittels eines elastischen Hakens (E) an einer etwas vorspringenden Kante des vertikalen Führungsstabes (S) aufgehängt und fallen ab, sobald durch den Druck eines an der Zugleine herabgelassenen Laufgewichtes ein über dem Haken montierter Keil (K) diesen an der vorspringenden Kante abgleiten läßt.

Daß das Netz geschlossen hinabgelassen werden kann, wird beim Fallschließnetz in ähnlicher Weise wie bei dem schon erwähnten Palumbonetz durch den Widerstand des Wassers erzielt, der beim gleichmäßig-raschen Abgleiten des Netzes in die Tiefe die beiden unteren Stäbe des Netzrahmens gegen die beiden oberen drückt. Beim

Digitized by Google

Flügelnetz verhindert das vorzeitige Aufklappen des Netzes ein gar zu subtiler Apparat, dessen ausführliche Beschreibung wir füglich übergehen können.

Richard nun montiert das Giesbrechtsche Netz nicht fix an der Zugleine, sondern läßt es nach Art des Courtinennetzes von Monaco an einem Tau hinabgleiten, bis es wie dieses unten auf ein Gewicht anstößt. Durch diesen Stoß werden die beiden unteren Stäbe des bisher geschlossen gewesenen Netzrahmens von einem Haken frei, an dem sie bisher festhingen, gleiten hinab, und es kann nun gefischt werden. Der Verschluß des Netzes nach beendetem Fischzug wird in ähnlicher Weise wie bei den Giesbrechtschen Netzen durch ein Fallgewicht ausgelöst, das auf einen Hebel aufschlägt, an dessen einem Arm die beiden oberen Stäbe des Netzrahmens bisher aufgehängt waren.

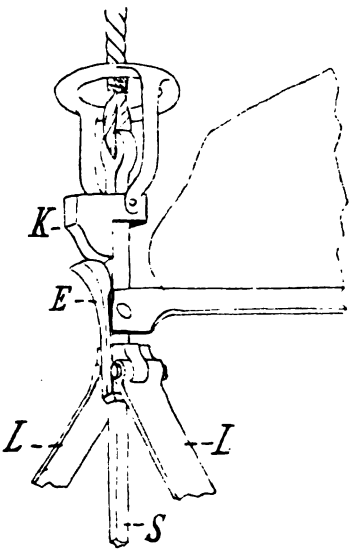


Fig. 66. Auslösevorrichtung des Flügelschließnetzes nach Giesbrecht. (Nach Giesbrecht.)
L die beiden oberen Stangen des Netzrahmens, mittels *E*, eines elastischen Hakens, an einer vorspringenden Kante von *S*, dem Führungsstab, aufgehängt. *K* Keil, der durch ein auffallendes Laufgewicht den Haken *E* von der Kante des Führungsstabes *S* abgleiten läßt und damit das Zusammenklappen der Netzrahmen verursacht.

Bei den Netzen von Giesbrecht und Richard sind weiters an den oberen und unteren Stäben des fixen Rahmens Platten montiert, die zur Steuerung des Netzes dienen sollen.

Während der letzten von Krupp veranlaßten Fahrten des „Puritan“ im Neapler Golf kamen neue, aber noch nicht näher beschriebene, von Wiesener konstruierte Schließnetze in Verwendung.

* * *

Vielfach ist es erwünscht, auch bei voller Fahrt Plankton zu fischen. Dadurch kann einerseits das zeitraubende Stoppen des Schiffes unterbleiben, andererseits auch dem einzelnen Biologen auf einem Passagierdampfer Gelegenheit zu Planktonbeobachtungen auf Seereisen gegeben sein. Mit denselben Netzen kann weiters auch in raschfließenden Strömen nach dem sogenannten Potamoplankton gesucht werden.

Monaco fischte mit einem derartigen Netz, dem „Filet Buchet“ bei einer Fahrtgeschwindigkeit von 10 Knoten. Der Apparat besteht

Digitized by Google

aus einer Metallhülse, deren hintere Öffnung man beliebig erweitern und verengen kann. In dieser befindet sich das Gazenetz. Das zu filtrierende Wasser dringt vorn durch eine kleine Öffnung ein, nachdem es einen Teil seiner Kraft verloren hat, und verläßt, nachdem das Plankton zurückbehalten worden, den Apparat durch eine Röhre mit je nach der Fahrtgeschwindigkeit verschieden weitem Kaliber. Während dieser Apparat mehrere Mann zur Bedienung erfordert, ist das letzte, im Jahre 1904 von Richard beschriebene Modell (Filet fin étroit) wesentlich einfacher zu handhaben.

Schon 1887 hatte für den gleichen Zweck Hensen ein sogenanntes „Korbnetz" (Fig. 67) und den „Blechkonus" konstruiert. Das eigentliche Netz (N) ist hier von einem 240 mm hohen Blech-

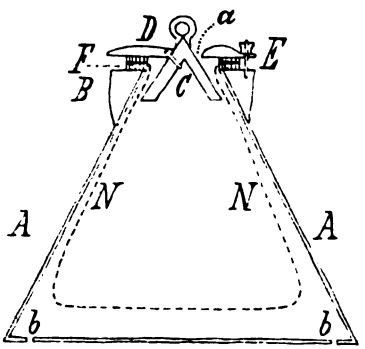


Fig. 67. Korbnetz, Längsschnitt. (Nach Hensen.)

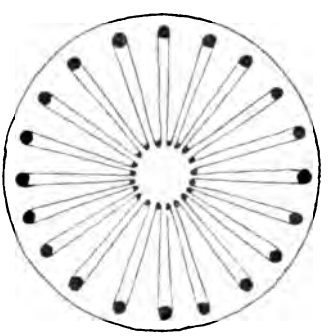


Fig. 68. Faltennetz, Querschnitt. (Nach Hensen.)

mantel (A) umgeben. Bei B ist das Blech an einen starken Metallring angelötet. Bei C findet sich ein hohler Metallkonus, bei D ein Deckel, an den der Metallkonus so angeschraubt ist, daß rings um ihn eine ringförmige Öffnung (a) bleibt. Der Durchmesser des Konus beträgt an dieser Stelle 40 mm, der Durchmesser des äußeren Randes der ringförmigen Öffnung 48 mm, die ringförmige Öffnung (a) daher 5,524 qmm. Das Ganze wird durch drei Überfallschrauben, deren eine bei E gezeichnet ist, gehalten. Der Deckel D drückt auf den Ring F, der mit Barchent überzogen ist und an den das leinene Netz N angenäht ist. Dies Netz entfaltet sich, weil im Boden des Blechmantels rings am Rande die Löcher b vom Gesamtquerschnitt 5,5 qcm angebracht sind. An diesen Löchern zieht das Wasser und entfaltet das Netz. Man wirft das Netz hinten am Schiff aus, gibt so viel Seil nach, wie erforderlich ist, daß das Netz unter der Oberfläche bleibt, und fischt 10 Minuten oder länger, zieht den Apparat auf,

Digitized by Google

nimmt das Netz heraus und spült den Inhalt in einer Schale ab. Läßt man das Netz sehr lange fischen, so füllt es sich schließlich so sehr mit Plankton, daß es schwer filtriert. Soll die filtrierende Oberfläche des Netzes noch vergrößert werden, so kann der Netzstoff in Falten gelegt werden, die durch zwei Reihen von Stäben gespannt werden, wie das in der Querschnittfigur (Fig. 68) ersichtlich gemacht ist. Ein ähnliches Faltennetz ist im Prinzip auch der von Viguier empfohlene Apparat.

Mit einem leichter herzustellenden Netz fischte Borgert auf einer Fahrt im Mittelmeer (Fig. 69).

Der Vorteil des Borgertschen Netzes besteht in der leichten Handhabung, den geringen Anschaffungskosten und der Verwendbarkeit auch bei langsamer Fahrt. Der Apparat besteht aus drei Teilen: dem kegelförmigen, zum Abnehmen eingerichteten Aufsatz, dem eigentlichen Netze und dem filtrierenden Eimerchen. Der Aufsatz trägt an seiner Spitze die kleine Einströmungsöffnung und etwa in halber Höhe einen Kranz von sechs kleineren Löchern. Die Größenverhältnisse des Netzes sind folgende: Höhe des Aufsatzkegels 20 cm, Durchmesser der Hauptöffnung an der Kegelspitze 2,8 cm, der Nebenöffnungen im Kegelmantel 1,2 cm, Durchmesser des Netzringes 30 cm, Breite desselben 7 cm, Seitenlänge des Netzes 55 cm. Zuweilen ist es nötig, das Netz durch einen vor dem Netze der Länge nach an das Hauptseil angebundenen, schweren, eisernen Roststab zum Untersinken zu bringen.

Fig. 69. Borgerts Netz. (Nach Borgert.)
(Zum Fischen von Plankton bei voller Fahrt.

Das Aussetzen aller für das Planktonfischen bei voller Fahrt bestimmten Apparate geschieht von Achter aus und zwar in Luv (Windseite), da man dann nicht die vom Schiffe in Lee über Bord geworfenen Abfälle ins Netz bekommt.

Bei den deutschen Terminfahrten verwendet Apstein die sog. Planktonröhre (Fig. 70), eine einfache Messingröhre, die vorn bis auf 1 qcm verengt und hinten durch ein abnehmbares Gazeläppchen geschlossen ist und an der Unterseite einen Bleikiel trägt. In der Nordsee genügt es, die Röhre eine Seemeile weit hinter dem Schiff schleppen zu lassen.

Digitized by Google

Ein ähnlicher Apparat wurde später von Zacharias unter dem Namen „Ethmophor“ beschrieben.

Zur Erlangung von „Plankton-Streckenfängen“ verwendet Volk bei seinen Elbe-Untersuchungen zu beiden Außenseiten des Dampfers je ein eisernes Rohr von 5 m Länge und 3,5 cm lichter Weite, das

Fig. 70. Apsteins Planktonröhre. (Nach Apstein.)

derartig befestigt wird, daß das Vorderende etwa 0,3 m unter Wasser taucht, während sich das Hinterende ungefähr 1,5 cm über dem Wasserspiegel befindet. Bei gewöhnlicher Fahrgeschwindigkeit steigt das Wasser in diesen Röhren so weit, daß es an deren hinteren (oberen) Enden wie aus Brunnenröhren ausfließt und alsdann seinen Planktongehalt größtenteils in untergehängten Gazenetzen zurückläßt.

* * *

Wie wir eingangs erwähnten, ist die Planktonfischerei auch noch in der Weise möglich, daß wir ein bestimmtes Wasserquantum mit dem darin befindlichen Plankton von der Oberfläche oder aus der Tiefe uns verschaffen und die Filtration erst später besorgen.

Bei dieser Art von Planktonfischerei bedienen wir uns entweder einfacher Flaschen oder der Planktonpumpe.

Das Planktonfanggefäß, dessen sich Peck und Harrington bei ihren Arbeiten im Puget-Sount an der nordwestlichen, pazifischen Küste Nordamerikas bedienten (Fig. 71), besteht aus einem durch Gewichte beschwerten, zwei Liter fassenden, irdenen Gefäß, das mit einem durchlochten Kork verschlossen ist. In das Loch desselben wird eine abgebogene, am äußeren Ende zugeschmolzene Glasröhre festgesteckt und gleichzeitig eine entsprechend lange Zugleine an dem abgeknickten Stück der Glasröhre befestigt.

Das so wasserdicht verschlossene Gefäß wird nun an einem Draht bis in die gewünschte Tiefe hinabgelassen. Ein Ruck an der Zug-

Digitized by Google

leine zerbricht den Glasstab, und nun kann das Wasser mit dem darin suspendierten Plankton in die Flasche eindringen. Hierauf wird die Flasche emporgezogen, und die kleine Einströmungsöffnung verhindert, daß noch weiteres Plankton zutritt. Ist die Flasche emporgezogen, so wird das aufgebrachte Wasser in einem Filter nach Sedwick-Rafter filtriert.

Ähnlich ist die von Whipple konstruierte Flasche; sie ist in einem schweren eisernen Rahmen montiert. Der weite Hals der Flasche ist wieder durch einen durchbohrten Pfropf verschlossen, in dessen Loch ein Glasstäbchen als Stöpsel steckt. Der Rahmen der Flasche ist mittels einer Springfeder von bestimmter Stärke mit dem Zugtau verbunden. Weiters ist das obere Ende dieser Feder mit dem Glasstäbchen noch durch eine Schnur verbunden, die nur so lang ist, daß sie bei Streckung der Feder das Glasstöpselchen aus dem Kork zu ziehen vermag.

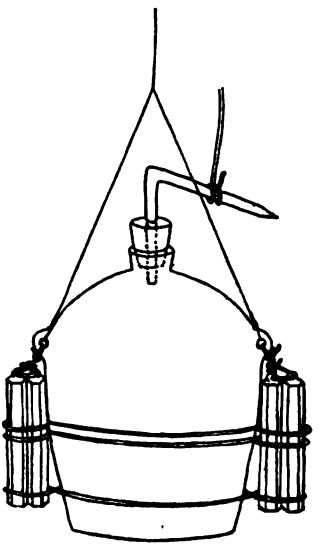


Fig. 71. Planktonfanggefäß. (Nach Peck und Harrington.)

Auch hier wird wieder, sobald die Flasche in der gewünschten Tiefe angekommen ist, durch einen Ruck, der diesmal die Feder streckt, die das Stöpselchen anzuziehen hat, die Öffnung der Flasche bedingt.

Es ist selbstverständlich, daß bei dem Fang mittels Flaschen nur minimale Planktonquantitäten gesammelt werden können und daß weiters der Fang aller größeren, auch nahezu aller mit lebhafter Eigenbewegung ausgestatteten Organismen ausgeschlossen erscheint. Immerhin kann diese Methode dem Phytoplanktologen, überhaupt denen, die sich mit dem Studium der kleinsten Planktonten befassen, wegen ihrer Einfachheit gute Dienste leisten.

Wir schließen hier logischerweise jene Fangmethoden an, die uns die Erlangung der allerkleinsten Planktonten ermöglichen: der Bakterien und anderer Mikroplanktonten.

Die Entnahme von Wasserproben zur bakteriologischen Untersuchung geschieht im einfachsten Falle mittels keimfrei gemachter Flaschen oder Reagenziengläser. Damit nicht Schmutz und Staub der Aufhängevorrichtung während des Hinablassens, Schöpfens oder Aufholens in das Innere des Schöpfgefäßes gelangen können, sollen nach Fischer die Reagenziengläser in einem Stück Bleirohr mittels

Digitized by Google

eines Fadens so eingeklemmt werden, daß mindestens die obere Hälfte des Röhrchens aus demselben hervorragt. Durch Befestigung des Bleirohres selbst etwas oberhalb der Mitte an einer Schnur wird erreicht, daß, wenn das Bleirohr an der Schnur hängt, das von ihm umschlossene Reagenzienglas mit der Schnur einen Winkel von 30 bis 40° bildet und somit die Mündung des Gläschens etwas seitlich von derselben und von ihr abgewendet bleibt. Die Schnur soll außerdem unmittelbar vor der Entnahme noch so weit angefeuchtet werden, daß eine Abgabe von Staub aus derselben ausgeschlossen ist. Erst im letzten Augenblick vor dem Hinablassen ist der Wattepfropfen zu entfernen, das Röhrchen aber, wenn es mit der Wasserprobe wieder heraufgeholt ist, sofort durch den unterdessen zwischen den Fingern gehaltenen oder durch einen neuen sterilen Wattepfropfen wieder zu verschließen.

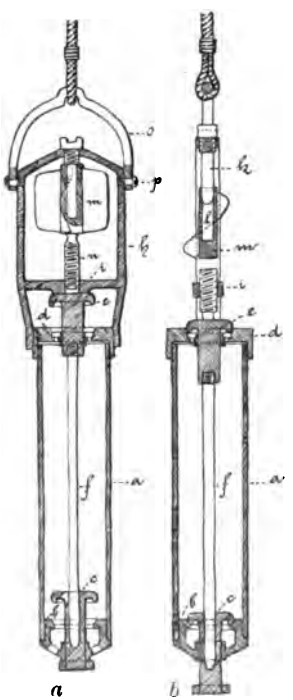


Fig. 72. Apparat zur Wasserentnahme für bakteriologische Zwecke. (Nach Fischer.)
a beim Hinablassen, *b* beim Aufholen.

Für bakteriologische Untersuchungen des Süßwassers empfiehlt Pfenniger einen verbesserten Krämerschen Senkkolben; das Öffnen (durch Bruch) der Kapillare geschieht hier durch einen scharfen Ruck an einer Reißleine. Der Apparat soll in allen Tiefen gleichmäßig und zuverlässig arbeiten.

Zur Entnahme von Proben aus größeren Tiefen kann auch der Sigsbeesche Wasserschöpfapparat (s. S. 19) benützt werden, der sich nur insofern für bakteriologische Zwecke nicht ganz eignet, als eine gründliche Reinigung des Apparates nicht möglich ist, da er sich nicht leicht und rasch genug zerlegen läßt. Fischer verwendete daher auf der Planktonexpedition einen Apparat, den er selbst in folgender Weise beschreibt (Fig. 72a, b): „Der Apparat besteht aus einem Messingzylinder *a*, welcher an seinem unteren Ende durch den Ventilsitz *b* und den Ventilkegel *c*, am oberen Ende durch den Ventilsitz *d* und den Ventilkegel *e* abgeschlossen wird. In den Führungsschacht des oberen Ventilkegels ist eine Stange *f* eingeschraubt, welche in der Ausbohrung des unteren Ventilkegels geführt wird.

An dem oberen Ventilsitz ist der Rahmen *h* mit dem Steg *i* be-

Digitized by Google

festigt. Der in das obere Ende dieses Rahmens eingeschraubte Stift *k* greift in die Ausbohrung *l* der Flügelschraube *m* und dient dieser als Führung. Die Flügelschraube hat nach unten einen mit Gewinde versehenen Ansatz *n*, welcher in den in der Mitte gleichfalls mit Gewinde versehenen Steg *i* geführt wird. An dem Rahmen *h* ist ein um die Halteschrauben *p* drehbarer Aufhängbügel *o* angebracht."

Bei dem ins Wasser hinabgelassenen Apparat werden, solange er im Absinken begriffen ist, die Ventile in der Weise, wie das die Fig. 72a zeigt, gehoben und der Zylinder fortwährend vom Wasser durchströmt. Im Augenblick des Emporziehens fallen die Ventile herab, und es wird, wenn das Emporziehen nicht zu langsam erfolgt, durch den Wasserdruck die Flügelschraube *m* in dem Sinne gedreht, daß sich der Ansatz *n* immer mehr gegen das obere Ventil verschiebt und dasselbe schließlich gegen den Ventilsitz andrückt. Durch Vermittelung der Stange *f* wird jetzt auch das untere Ventil geschlossen gehalten. Fig. 72b zeigt den Apparat beim Aufziehen; die Ventile sind herabgefallen und werden durch die Flügelschrauben gegen ihren Sitz gedrückt, wodurch ein weiterer Zutritt von Wasser ausgeschlossen ist. Zur Untersuchung des Wassers läßt sich der obere Teil des Apparates abnehmen, worauf die für die Aussaat erforderlichen Mengen mit keimfrei gemachter Pipette aus dem Zylinder entnommen werden können.

Die Entnahme von Wasserproben aus geringen Tiefen kann mit Hilfe dieses Apparates auch während der Fahrt ausgeführt werden. Der Apparat wird dann in derselben Weise wie das Lot beim Loten während der Fahrt tunlichst weit in der Fahrtrichtung vorausgeschleudert und bis zu einer an der Leine angebrachten Marke unter Wasser getaucht.

Etwas komplizierter schon ist ein von Portier und Richard beschriebener Apparat zur Wasserentnahme für bakteriologische Zwecke.

Je deutlicher die Untersuchungen der letzten Jahre gezeigt hatten, daß bei der Fischerei mit Planktonnetzen aus Gazestoff immer noch ein recht erheblicher, bisweilen sogar bedeutender Teil kleinerer Planktonformen verloren geht, um so fühlbarer machte sich der Mangel eines Apparates, der den Fang auch der kleinsten Planktonten aus jeder gewünschten Tiefe ermöglicht; solche Apparate nun sind die uns schon bekannten Wasserschöpfer; der Übelstand, daß auch hier nur verhältnismäßig geringe Wasserquantitäten erlangt werden können, wird durch den verhältnismäßigen Individuenreichtum und die gleichmäßige Verteilung dieser kleinsten Planktonten aufgehoben. Doch

Digitized by Google

hat Kofoid den Pettersson schen Wasserschöpfer nun so umgebaut, daß mit ihm jetzt 20 Liter aus beliebiger Tiefe gesammelt werden können; das darin suspendierte Plankton wird durch sorgfältige Filtration gewonnen. Beliebig große, für die nachträgliche Filtration bestimmte Wassermengen können durch Planktonpumpen geliefert werden; allerdings ist mit der Pumpmethode alles Plankton etwa unterhalb 100 m Tiefe unerreichbar.

Die Pumpmethode wurde im Jahre 1897 gleichzeitig von Frenzel in Deutschland (Müggelsee) und Kofoid in Nordamerika (Illinoisfluß) eingeführt, nachdem allerdings schon viel früher Forel einen Apparat (Pompe) beschrieben hatte, mit dem man aus bestimmbaren Tiefen Wasser samt seinen Bewohnern heraufholen kann. Die Pumpe ist in der oben angezeigten Beschränkung in verschieden tiefem Wasser verwendbar, besonders vorteilhaft in Teichen, die wegen ihrer Seichtheit vertikale Netzzüge nicht mehr erlauben, in reich bewachsenen Tümpeln, stark fließenden Strömen und endlich auch zur Aufsammlung von Plankton im Winter unter dem Eis. Eine einfache, leichte und auch leicht transportable Planktonpumpe konstruierte Fordyce.

R. Volk benutzte für seine Untersuchungen des Elbeplanktons eine gleichmäßig arbeitende Rotationspumpe (eine sogenannte Würgelpumpe) mit einer Vorrichtung zu genau stetigem Heben des Saugkorbes aus beliebiger Tiefe bis zur Wasseroberfläche, wodurch aus allen in Frage kommenden Schichten genau gleiche Wassermengen gefördert werden. „Ein mit der Pumpe verbundener Zählapparat gibt jederzeit die Menge des geförderten Wassers wie auch die Tiefe an, in der sich gerade der Saugkorb befindet."

Lohmann benutzte für seine vor Syrakus unternommenen Planktonuntersuchungen eine Flügelpumpe (Fig. 73), die nebst einer drehbaren Holzwinde an einem kräftigen Holzgestelle montiert ist. Pumpe und Winde sind durch eine eiserne Übertragungsstange so miteinander verbunden, daß eine Umdrehung der Winde zwei Bewegungen der Pumpe hervorruft. Über die Winde läuft aber das Tau, welches das untere Schlauchende hebt und senkt. Es wird also durch die Drehung der Kurbel gleichzeitig die Hebung des unteren Schlauchendes und das Auspumpen des Wassers aus dem oberen Schlauchende besorgt, und beide Funktionen werden mit stets einander gleicher Intensität vollzogen. Da die Richtung, in welcher gedreht wird, für die Tätigkeit der Pumpe ohne Bedeutung ist, kann, sobald das untere Schlauchende emporgehoben ist, dasselbe durch Änderung der Drehung sofort wieder gesenkt werden.

Digitized by Google

Wir haben bereits bei Besprechung der Fischerei mit Netzen erwähnt, daß es in manchen Fällen vorteilhaft ist, auch bei voller Fahrt Plankton zu sammeln. Dies ist nun auch mit Hilfe der Pump-

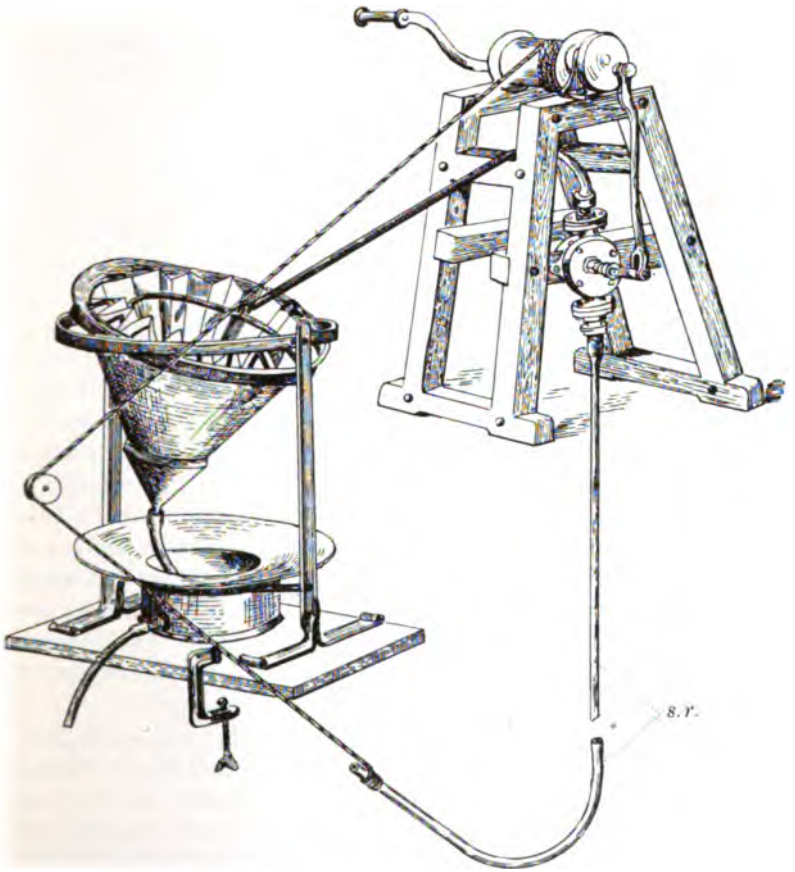


Fig. 73. Planktonpumpe und -filter nach Lohmann. (Nach Lohmann.)
Rechts oben ein Holzgestell, welches die Flügelpumpe und die Winde trägt. Beide werden durch eine Kurbel in Tätigkeit gesetzt. Durch den Schlauch *s.r.* wird das Wasser aus dem Meere aufgepumpt. Das Schlauchende wird durch ein Tau gehalten, das um die Winde läuft. Je nach der Drehungsrichtung der Kurbel kann das Schlauchende im Wasser gehoben oder gesenkt werden. Links unten Trichtereinrichtung zum Filtrieren größerer Wassermengen im Boot oder an Bord eines Schiffes. Der Trichter, in einem Eisengestell cardanisch aufgehängt, zeigt nach innen vorspringende Stäbe zum Stützen des Faltenfilters. Ein Metallring, der auf das Filter gelegt wird, schützt es vor dem Winde. Das untere Ende des Trichters ist mit Blei beschwert.

methode möglich, und zwar bedient man sich dabei am besten der Schiffspumpe selbst. Schon Hensen hat, wie aus dem 5. Bericht der Kommission für wissenschaftliche Untersuchung der deutschen Meere (1887)

Digitized by Google

hervorgeht, mittels der Dampfpumpe Wasser an Deck geleitet und filtriert; ihm folgen Krämer auf einer Reise im Roten Meere (1895), Herdman bei der Durchquerung des Nordatlantik im Jahre 1897 in dieser Methode nach. Im selben Jahre entdeckten Murray und Blackman, die auf einer Fahrt von England nach Barbados das ebenfalls mit der Schiffspumpe gewonnene Meerwasser filtrierten, in dem so gewonnenen Plankton unter anderem die schon mehrfach erwähnten Coccosphären (Fig. 6). Weiters sammelte Th. Wulff in den Jahren 1902 und 1903 auf diese Weise Plankton im Atlantik, Mittelmeer, Roten Meer und Indik. Im Sommer 1905 hatte ich selbst Gelegenheit, mich mit dieser Methode auf einer Reise durch die Adria und das östliche Mittelmeer vertraut zu machen.

Das Seewasser wird auf unseren Dampfern von einer ziemlich tief unter dem Wasserspiegel gelegenen, gegen das Eindringen von Tangen usw. entsprechend geschützten Öffnung am Schiffsrumpf gewöhnlich in einen unter der Kommandobrücke postierten Tank aufgepumpt, von dem Rohrleitungen auf Deck, in die Badekammern usw. abgehen. An die Hähne der Auslaufröhre können dann Beutel aus Müllergazestoff befestigt werden, und wenn der Hahn geöffnet ist, kann dann das Seewasser beliebig lange, sofern nur die Maschinen in Gang sind, filtriert werden. Um möglichst rostfreies Wasser zu bekommen, befestigte ich den Gazebeutel am Kühlwasserauslauf des Trustlagers im Maschinenraum (über der Propellerachse) und erhielt dort nach durchnittlich 12stündigem Filtrieren nicht nur reines, sondern auch trotz der hohen Temperatur im Maschinenraume (zirka 40° C) durchaus lebendes Plankton.

Nun kann allerdings nach dieser Methode immer nur Wasser aus einer bestimmten Tiefe gepumpt werden, zudem ist in manchen Meeresteilen, wie gerade im östlichen Mittelmeer, das so erlangte Plankton quantitativ sehr spärlich, was schon Cleve auf Grund der Sammlung von Wulff hervorhebt, doch dürfte diese Methode immerhin wegen ihrer Einfachheit speziell zur Untersuchung des oberflächlichen Phytoplanktons auch späterhin gerne in Anwendung gebracht werden.

* * *

Die Mannigfaltigkeit der Fangmethoden zeigt — das muß besonders beachtet werden —, daß mit keinem der beschriebenen Apparate das gesamte Plankton gesammelt werden kann, und wir werden uns daher nach dem Fangresultate eines Apparates kein vollkommen richtiges Bild von der tatsächlichen Zusammensetzung des Planktons

Digitized by Google

machen können; das gilt sowohl für das Süßwasser wie in erhöhtem Maße für die See, für die Fischerei mit Netzen sowohl wie für die Pumpmethoden, denn auch mit der Pumpe werden wegen der verhältnismäßig kleinen Einströmungsöffnung, die noch dazu vielfach durch einen vorgesteckten Saugkorb geschützt werden muß, immer nur kleinere, keiner oder nur geringer Eigenbewegung fähige Organismen gefangen werden.

In ihrer Beschränkung auf das Plankton oberflächlicher Wasserschichten, namentlich in seichteren Gewässern, bietet sie aber ohne Zweifel nicht zu unterschätzende Vorteile. Durch die Möglichkeit bei langsam auf- und abgleitendem Schlauchende auch in vertikaler Richtung größere Wasserquantitäten zu filtrieren, kann die Pumpmethode auch mit der vertikalen Netzfischerei verglichen werden und muß sie ergänzen. Die letztere gibt uns wieder ohne Zweifel eine bessere Übersicht über die Zusammensetzung des ganzen Planktons als die in horizontaler Richtung betriebene Netzfischerei, die uns immer nur über die Zusammensetzung des Planktons in einer beschränkten Zone Auskunft geben kann. Namentlich auf flüchtigen, limnologischen Streifzügen sind jedenfalls Vertikalfänge vom Grunde den früher so beliebten Horizontalfängen vorzuziehen (Burckhardt). Auch ist es schwierig, das Netz genau horizontal zu ziehen, so erwünscht das auch für die Entscheidung mancher Fragen wäre. Dieser Schwierigkeit suchte man zu entgehen, indem man das Netz mittels einer vertikalen Leine mit einem Schwimmer (Boje) verband, dessen Beobachtung eine Regulierung der Zuggeschwindigkeit und damit ein annähernd horizontales Fischen ermöglicht (Hjord).

Im allgemeinen wird man auch bei den Schließnetzen den vertikal fischenden gegenüber den horizontal fischenden den Vorzug geben müssen, wenn auch nicht zu leugnen ist, daß erstere bisweilen in planktonarmem Wasser allzu wenig fischen.

Ein Haupterfordernis eines praktischen Schließnetzes ist tunlichste Einfachheit der Konstruktion, die wir bei den Horizontalnetzen meist vermissen. In Binnengewässern und bei schönem Wetter mögen letztere immerhin sich gut bewähren; anders verhält es sich aber auf hoher See, wo schon die Instandhaltung der vielen Metallbestandteile, die leicht vom Seewasser angegriffen werden, viel Mühe und Zeit erfordert.

Dazu erlaubt auch die bei vielen Schließnetzen übliche Anwendung von Laufgewichten nicht, an das Drahtseil noch andere Apparate (Thermometer usw.) zu befestigen, ein Übelstand, der bei dem zeitraubenden Fischen in tiefem Wasser gewiß erheblich ins Gewicht fällt.

Digitized by Google

Handelt es sich darum, in kurzer Zeit möglichst viel Plankton „aufzusammeln", so können wir bei nächtlicher Horizontalfischerei die besten Erfolge erzielen, indem wir uns den Phototropismus des Planktons (siehe darüber Kapitel V, 3) zunutze machen und das Plankton, das sich ohnehin zur Nachtzeit hauptsächlich an der Oberfläche ansammelt, noch durch künstliches Licht in unsere Apparate locken.

Diese eigenartige Planktonfischerei wurde schon mehrfach betrieben, so von Monaco und Agassiz und kürzlich auch von Doflein. Als Lichtquelle dienten entweder elektrisches Licht oder eine gewöhnliche Lampe oder Laterne, die in einer Glasglocke etwa 1 m unter Wasser getaucht werden konnte, wobei ein langer Kamin aus Metall die Luftzufuhr besorgte. Nachdem, schreibt Doflein in seiner „Ostasienfahrt", die Lampe versenkt war, begann alsbald „ein unbeschreibliches Gewimmel von Tieren sie zu umschwirren. In ganzen Wolken schwebten die winzigen Organismen aus den dunklen Gründen herauf und umtanzten die ungewohnte Lichtquelle . . ."

Ein Novum für die Planktonfischerei wenigstens wäre die Benützung leuchtender Organismen, etwa in Gestalt einer zweckentsprechend eingerichteten „Bakterienlampe" (Molisch). Die Fischer der Bandainseln bedienen sich ja schon seit langer Zeit der „organischen Luminiszenz" bei ihrer nächtlichen Angelfischerei, indem sie Leuchtorgane von Leuchtfischen über den Angelhaken anbringen (Steche).

2. Fangapparate für quantitative Planktonforschung.

Die quantitative Planktonforschung hat die Aufgabe, die in einem bestimmten Volumen Wasser vorhandene Planktonmenge zahlenmäßig festzustellen, und versucht auf diesem Wege statistischer Forschung die verschiedensten Probleme der Planktonbiologie in exakterer Weise zu lösen, als es ohne diese quantitativen Fangmethoden möglich wäre.

Wir können, wollen wir z. B. den Planktongehalt eines Teiches, Sees oder gar Meeresabschnittes zahlenmäßig feststellen, selbstverständlich nicht das ganze in Betracht kommende Gebiet ausfischen, sondern wir werden uns auf Stichproben zu beschränken haben und gehen dabei von der Annahme aus, daß das Plankton so weit gleichmäßig verteilt ist, um aus diesen Stichproben auf das gesamte Plankton schließen zu können. Sehr gewissenhaft durchgeführte Untersuchungen der letzten Jahre haben gezeigt, daß Hensens, des Begründers der quantitativen Planktonforschung, Voraussetzung einer annähernd gleichmäßigen Planktonverteilung den Tatsachen vollkommen entspricht. Nur die Größe des Areales, für die eine Stichprobe zur quantitativen

Digitized by Google

Planktonbestimmung genügt, ist da und dort verschieden. Wenn sich aber doch größere Ungleichmäßigkeiten in der Planktonverteilung ergeben, dann lassen sich diese gerade wieder mit Hilfe der quantitativen Methode am exaktesten aufdecken und bei Berücksichtigung der spezifischen örtlichen Verhältnisse, der physikalisch-chemischen Beschaffenheit des Wassers, kurz der gesamten Existenzbedingungen des Planktons in der Mehrzahl der Fälle auch in befriedigender Weise erklären.

Die zweite Voraussetzung, von der Hensen ausging, war die, daß durch seine quantitativen Fangapparate auch tatsächlich das Plankton zum größten Teile wirklich gefischt werden könne. Diese Voraussetzung ist, wie wir heute wissen, nicht ganz richtig gewesen: wir besitzen noch keinen Apparat, mit dem das gesamte, in einem bestimmten Wasservolumen schwebende Plankton, von den größten Formen bis hinab zu den kleinsten Bakterien, vollzählig auf einmal gesammelt werden könnte, und Hensen war vorsichtig genug, die mit seinen noch unzureichenden Mitteln gefundenen Werte ausdrücklich als Minimalzahlen zu bezeichnen.

Die quantitative Planktonforschung bediente sich ursprünglich fast ausschließlich der vertikal fischenden Planktonnetze. Die Größenverhältnisse der drei hauptsächlich in Gebrauch befindlichen Typen (großes, mittleres, kleines quantitatives Planktonnetz) haben wir schon früher (S. 125) mitgeteilt.

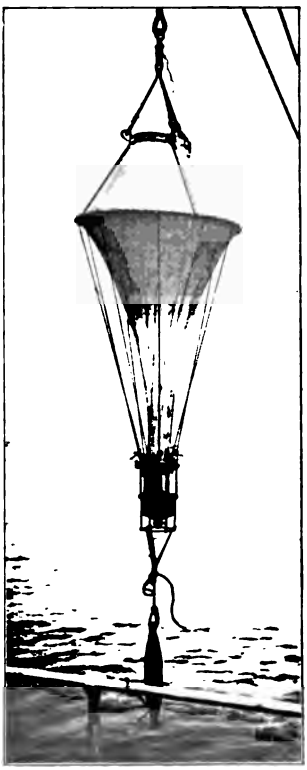


Fig. 74.
Hensens großes, quantitatives Netz. (Nach Chun.)

Ein Hensensches quantitatives Planktonnetz (Fig. 74) besteht aus folgenden drei Teilen:

1. Dem eigentlichen, filtrierenden Netz aus Müllergaze von der schon früher beschriebenen Gestalt.

2. Dem filtrierenden Eimer mit seinem durch einen Hahn verschließbaren Auslaufrohr. Der Eimer besteht bei dem gegenwärtig sowohl bei Süßwasser- wie auch bei Meeresplanktonuntersuchungen am häufigsten verwendeten „mittleren Planktonnetz“ nach Apstein

Digitized by Google

„aus einem 20 cm langen Messingzylinder, dessen Seiten bis auf drei schmale Stäbe herausgenommen sind, aber so, daß nach oben und nach unten je 3 cm vom Zylinder stehen bleiben. Die Gaze wird oben und unten durch Klemmringe, an den Seiten durch drei schmale Platten, die auf die drei stehengebliebenen Stäbe passen, vermittels Schrauben angedrückt. So ist am Netzzeug des Eimers kein Nadelstich nötig, wenn man die seitlichen Kanten der Gaze zwischen zwei Platten bringt. Der nach der Mitte zu abfallende Boden des Eimers trägt ein Rohr, welches durch einen durchbohrten Hahn geöffnet und geschlossen werden kann. Der obere Teil des Zylinders trägt ein Gewinde, durch welches der ganze Apparat an den Messingring angeschraubt werden kann."

3. Den oberen Abschluß des ganzen Netzes bildet der konische Aufsatz aus Barchent (siehe früher: Burckhardts Schließnetz!), der den Zweck hat, die im Verhältnis zur filtrierenden Fläche zu große Einströmungsöffnung des Netzes zu verkleinern.

Die Fischerei mit dem quantitativen Planktonnetz geschieht in der Weise, daß man das Netz zunächst auf der Luvseite in die gewünschte Tiefe genau vertikal hinabläßt und dann mit einer Geschwindigkeit von $^1/_2$ m pro Sekunde wieder vertikal emporzieht. „In tieferen Meeren produzieren die Tiefen so wenig, daß man sich auf die Durchfischung der oberen 200, höchstens 400 m beschränken kann" (Apstein). Wenn das Netz an der Wasserfläche angelangt ist, hebt man es ganz langsam unter rüttelnder Bewegung heraus, damit die Organismen an den Wänden herabsinken, außerdem bewirft man es von außen mit Wasser, so daß sich schließlich alle Organismen im Eimer angesammelt haben, aus dem sie durch Öffnen des Hahnes in das Sammelgefäß entleert werden können. Hierauf wird der Hahn geschlossen und das Netz nochmals bis fast an seine Mündung ins Wasser getaucht, wieder wie früher emporgezogen und, nachdem man das Wasser ablaufen gelassen, der eventuelle Planktonrückstand ebenfalls dem Sammelglase einverleibt. Nach dem Fange ist jedesmal auf eine gründliche Reinigung des Netzes (Auswaschen in Süßwasser!) zu achten.

Um die Planktonquantität in verschiedenen Wasserschichten zu studieren, werden vertikale Stufenfänge gemacht; dabei wird immer die ganze Wassersäule bis zu der Tiefe hin, bis zu welcher das Netz hinabgelassen wurde, durchgefischt u. z. in der Weise, daß man in immer größere Tiefen hinabsteigt. Die Differenz zwischen je zwei aufeinander folgenden Stufenfängen gibt dann das Material, welches in dem betreffenden Raumintervall vorhanden ist (s. Fig. 75, *V*).

Digitized by Google

Natürlich können auch mit einem vertikalen Schließnetz Stufenfänge gemacht werden, die einerseits den Vorteil gegenüber den Stufenfängen mit offenen Netzen bieten, daß nur eine gewünschte Strecke in beliebiger Tiefe abgefischt wird, andererseits aber den Nachteil haben, daß wegen der geringen, in dieser Weise durchfischten Strecke nicht genügend Material, namentlich von größeren, weniger häufigen Planktonten erbeutet werden kann als erwünscht und zur Ermöglichung sicherer, einwandfreier Schlüsse aus solchen Schließnetzfängen nötig wäre (s. Fig. 75, *S*).

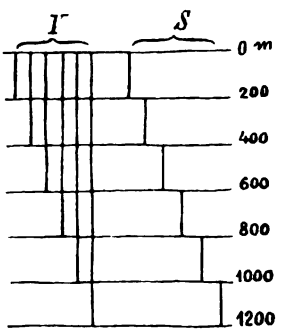


Fig. 75. Die beiden Arten der Vertikalfischerei. (Nach Schütt.)
V Stufenfänge mit offenem Vertikalnetz, *S* Stufenfänge mit Schließnetz.

Theoretisch würde durch einen vertikalen Netzzug das gesamte Plankton aus einer Wassersäule erlangt werden, deren Basis der Größe der Netzöffnung, deren Höhe der Tiefe des Netzzuges entspricht. Tatsächlich ist das aber nicht der Fall, und wir müssen somit zwischen dem in der abgefischten Wassersäule enthaltenen Plankton, dem „Vollplankton", und einem Bruchteil desselben, den von dieser Summe irgendein Fangapparat erbeutet hat, als „Fangplankton" unterscheiden (Lohmann). Die Abweichung des Fangplanktons vom Vollplankton wird also ausschließlich durch den Fangverlust bedingt.

Wir haben bereits früher erwähnt, daß das Gazenetz eine erhebliche Menge namentlich der kleineren Planktonten wegen der für sie zu großen Maschenweite durchpassieren läßt. Nach Kofoids Untersuchungen im Südwasser Nordamerikas bleiben im Seidengazenetz nur $^1/_{45}$ bis $^1/_2$ der Totalsumme aller Organismen zurück, und Lohmann fand, daß etwa die Hälfte des durch Papierfilter nachweisbaren Auftriebes verloren geht, daß dieser Verlust aber unter Umständen noch erheblich steigen, oder auch auf fast $^1/_4$ sinken kann. „Nur die Metazoen und einige wenige der größten Arten von Protozoen ... wurden vollständig oder fast vollständig gefangen, während die meisten Protisten einen sehr großen Verlust erlitten und gerade von vielen sehr häufigen Formen nur wenige Prozente gefangen wurden."

Andererseits hält aber doch die Müllergaze Nr. 20 viel mehr selbst kleinste Planktonorganismen zurück, als man nach der Weite ihrer Maschen erwarten sollte, da das Fadenwerk nach Lohmann nicht weniger als $^8/_{10}$ der Stückfläche ausmacht, während auf die Löcher nur $^2/_{10}$ kommt. Diese Wirkung wird noch verstärkt durch die

Digitized by Google

Knotung der Fäden, die die Hälfte aller Fadenkreuze außerordentlich geeignet macht, kleinste Organismen festzuhalten.

Im allgemeinen läßt sich sagen, daß die Müllergaze nach Lohmanns sorgfältigen Untersuchungen nur die Cystoflagellaten vollständig fängt, die Radiolarien nahezu vollständig, während von den Foraminifern und Tintinnen nur $^1/_3$ oder $^1/_4$ gefangen wird und alle übrigen Protozoen bis auf einige wenige Individuen, die durch lokale Verstopfung des Netzzeuges festgehalten werden, verloren gehen. Der Netzverlust kann bisweilen so erheblich werden, daß z. B. bei einer Tintinnopsis-Art „die Netzfänge das Maximum des Vorkommens in die Zeit des wahren Minimums verlegen (!)". Die Diatomeen werden im Mittelmeer vom Netze besser zurückgehalten als im Misch- und Kaltwassergebiet, bei Peridineen erweist sich der Verlust im Mittelmeer etwas größer als in der Ostsee.

Die erwachsenen Metazoen des Planktons werden sämtlich vollständig oder doch nahezu vollständig von der Müllergaze zurückgehalten.

„In der Kieler Bucht erlitten freilich die über das Naupliusstadium hinaus entwickelten Copepoden noch einen Verlust von $^1/_3$% ... Auch noch für die Larven und ersten Jugendstadien ist die Müllergaze meistens ausreichend dicht. Doch erleiden die Nauplien der Copepoden schon einen nennenswerten Verlust (14% in der Ostsee), und es ist wahrscheinlich, daß auch die kleinsten Individuen der Turbellarien, Rotatorien und Ostrakoden nur zum Teil gefangen werden."

Daß wir nun mit dem Müllergazenetz weniger Plankton fischen, als in dem durchfischten Wasser enthalten ist, mit einem Wort: der Netzfangverlust hat folgende Ursachen:

1. Kann in planktonreichem Wasser leicht eine Verstopfung des Netzzeuges eintreten, wie das namentlich im Süßwasser vorkommt.

2. Ein Teil des gefangenen Planktons bleibt im Fadenwerk des Netzes hängen. Dieser „Abspülverlust" kommt allerdings nur bei kleinen Fängen zur Wirkung. Nach Lohmanns Zählungen blieben im ganzen auf der Müllergaze hauptsächlich zurück 15600 *Ceratium tripos*, 7500 *Prorocentrum micans*, etwa 250 *Tintinnopsis uncula*, sowie 15 Krebse und 3 Muscheln.

3. Formen mit relativ kräftiger Lokomotion entziehen sich dem eintretenden Wasserstrom und werden somit nicht gefangen („Rücktriebfehler"). Dieser Übelstand macht sich nach Fuhrmann auch bei dem von Apstein für Süßwasseruntersuchungen eingeführten Planktonnetz bemerkbar.

Digitized by Google

„Das Apsteinsche Netz hat eine sehr kleine Öffnung; über derselben vereinigen sich drei verhältnismäßig dicke Schnüre an einem starken Ring, an welchem sich die Fangschnur befestigt. Die Schnur macht beim Aufziehen des Netzes geringe Bewegungen, die, unterstützt durch die Wirbelströmungen, hervorgerufen durch drei dicke Schnüre, welche sich über der Netzöffnung befinden, einerseits die das Plankton zusammensetzenden Organismen wegwirbeln, andererseits die mit sehr feinem Tastsinn begabten Crustaceen in die Flucht jagen. Die Flucht wird noch unterstützt durch das seitwärts gedrängte, nicht filtrierende Wasser.“ Der Einfluß der schwingenden Schnüre könnte einigermaßen herabgesetzt werden, wenn man etwa wie bei dem von Reighard konstruierten Netz (Fig. 76) den Aufhängeapparat in entsprechend veränderter Form aus Metall herstellen würde. Einer erheblichen Vergrößerung des Netzeinganges stellen sich aber andere Schwierigkeiten entgegen, wenn nicht zugleich das ganze Netz unförmlich groß gemacht werden soll. Wir haben hier nämlich den sogenannten Filtrationswiderstand in Rechnung zu ziehen. Die filtrierende Wassermenge (M) ist gleich dem Querschnitt der Einströmungsöffnung des Netzes (Q), multipliziert mit dem Wege (h), respektive der Zeit mal Geschwindigkeit (tv), den das Netz durchläuft; also $M = Qh = Qtv$. Tatsächlich wird indessen wegen des Widerstandes, den das Wasser der Filtration entgegensetzt (C), nur ein Teil der Wassermenge M filtriert, nämlich M_1. Daher ist $M = CM_1$ und entsprechend die Planktonmenge $P = CP_1$.

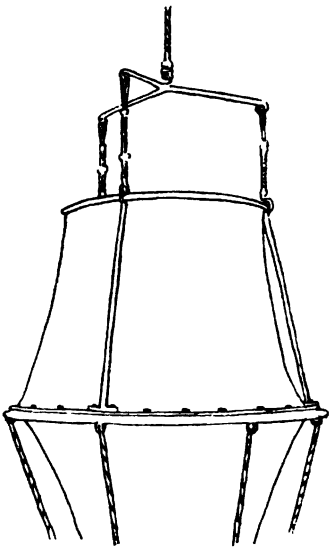


Fig. 76. Aufhängeapparat bei Reighards Planktonnetz. (Nach Reighard.)

Nach der von Amberg gegebenen Zusammenstellung ist der Filtrationswiderstand abhängig von der Feinheit der Netzgaze, dem Querschnitt der Netzöffnung, der filtrierenden Fläche, dem Öffnungswinkel des Netzes, der Zuggeschwindigkeit, der Fangtiefe und der Planktonmenge. Je kleiner die Netzöffnung, je größer die filtrierende Oberfläche ist, desto geringer wird der Filtrationswiderstand sein. Leider wird der Verkleinerung der Netzöffnung durch die Größe, Beweglichkeit und den Spürsinn der „fluchtverdächtigen“ Planktonten nur zu bald eine Grenze gezogen. Nach Hensen würde der Filtrations-

Digitized by Google

widerstand bei einer Netzöffnung von der Größe eines Zehnpfennigstückes auf Null herabsinken.

Man ging nun daran, den Filtrationswiderstand zahlenmäßig festzustellen, um ihn bei den folgenden Berechnungen als konstanten Faktor berücksichtigen zu können. Dieser Filtrations- oder Netzkoeffizient (ψ) läßt sich experimentell bzw. durch Rechnung bestimmen. Er beträgt für das große Hensensche Planktonnetz für eine Zuggeschwindigkeit von 1 m in 2‴ nach den älteren Angaben 1,80; in neuester Zeit wurde dieser Wert genauer mit $\psi = 1{,}34$ festgestellt. Für das mittlere Planktonnetz mit einer Eingangsöffnung von 155,3 ccm Fläche berechnete Lohmann $\psi = 1{,}39$. Ebenso groß ist nach Apstein ψ für das kleine Netz mit 92 ccm Eingangsöffnung.

Reighard hat den Netzkoeffizienten experimentell in der Weise bestimmt, daß er sich in einem 2 m tiefen hölzernen Gefäß eine Aufschwemmung von sorgfältig gereinigtem *Lobelia*-Samen bereitete, die durch beständiges Rühren möglichst in gleichmäßiger Verteilung erhalten wurde. Durch dieses Gemisch wurde bei verschiedenen Geschwindigkeiten das zu prüfende Netz vom Boden vertikal nach aufwärts gezogen. Da das Gewicht des gesamten vorhandenen Samens sowie desjenigen, der sich in der durchfiltrierten Wassersäule befunden haben mußte, bekannt war, mußte nur noch die wirklich erbeutete Samenmenge gewogen werden. Der Filtrationskoeffizient ist also hier gleich dem Quotienten aus dem Gewichte des in der durchfischten Wassersäule vorhandenen und dem Gewichte des wirklich gefischten Samens. Indessen eignet sich die Reighardsche Methode nur für kleine Netzmodelle, eine zweite, von Birge angegebene, nur für sehr planktonreiche Gewässer.

Schröter und Amberg bestimmten den Filtrationskoeffizienten in folgender Weise: „Man schöpft 10 l Oberflächenwasser und filtriert sie durch das Netz; es wird dabei die Planktonmenge P_{10} zurückgehalten. Dann zieht man das Netz horizontal mit einer bestimmten konstant bleibenden Geschwindigkeit v eine abgemessene Strecke weit durch das Wasser. Die Wassersäule, welche ohne Widerstand durchfiltriert wurde, sei $M = Qh$ und betrage 500 l, ihr Gehalt an Plankton sei P_{500}. Die wirklich erbeutete Planktonmenge ist aber nur P'_{500}. In 10 l waren also P_{10} ccm Plankton enthalten. Bekannt ist nun P_{10} und P'_{10}. Es ist nun $P'_{10} C = P_{10}$ oder C, der Filtrationskoeffizient, $= \frac{P_{10}}{P'_{10}}$.“

In neuester Zeit wird der Filtrationskoeffizient zumeist experimentell durch Parallelfänge mit Netz und Pumpe festgestellt, wobei das gepumpte Plankton durch feine Filter zurückgehalten wird.

Digitized by Google

Der Filtrationskoeffizient bleibt aber nicht konstant, sondern ändert sich, je länger wir ein und dasselbe Netz gebrauchen. So fängt nach den Angaben Burckhardts ein schon lange gebrauchtes Netz (nach 100—200 Zügen) bedeutend weniger als halb so viel wie ein noch ziemlich neues (nach circa 10 Zügen) und noch viel weniger als ein ganz neues Netz, da die Netzmaschen mit der Zeit enger werden. Beträgt der Flächeninhalt des Loches bei einem frischen Gazenetz im Wasser anfangs 5250 $q\mu$, so sinkt er nach längerem Gebrauche auf 2500 $q\mu$ herab. Weiters verstopfen sich die Löcher nach längerem Gebrauch namentlich im Süßwasser, weniger im Meere, mit Detritus und kleineren Planktonten, ja in manchen Fällen schon während eines einzigen Fischzuges so erheblich, daß das Netz in der zweiten Hälfte desselben nur mehr einen minimalen Bruchteil des Totalfanges fängt.

Wir sehen also, daß die Fehlerquellen, die sich aus der Fischerei mit dem quantitativen Netz ergeben, recht erhebliche sind, und wir werden vor allem, um sie zu vermindern, möglichst oft während des Gebrauches eines Netzes dessen Filtrationskoeffizienten prüfen müssen.

Günstiger liegen die Dinge, wenn wir gar nicht darauf ausgehen, das gesamte Plankton zu fischen, sondern nur die Quantität dieser oder jener Gruppe größerer Planktonten zahlenmäßig feststellen wollen und ihre Mengenverhältnisse zu verschiedenen Zeiten oder an verschiedenen Lokalitäten bestimmen wollen. Wenn es sich somit nicht um absolute, sondern nur um relative Maßzahlen handelt, werden wir darauf zu achten haben, daß die Fehlerquelle überall und jederzeit annähernd gleich groß sei und daß die Planktonfischerei überall in durchaus einheitlicher Weise durchgeführt wird. Wir werden aber nicht vergessen dürfen, daß selbst dann noch, schon infolge der Verschiedenheiten in der Planktonzusammensetzung, die Fehlerquellen nicht vollkommen gleich groß sein werden.

Kommt es aber darauf an, die Gesamtmenge des vorhandenen Planktons festzustellen, dann werden wir mit einem Apparate, dem Planktonnetz, nie auskommen, sondern zu weiteren Apparaten greifen müssen, und zwar zu Pumpe, Filter und Zentrifuge. Mit der Pumpe ist es, wie wir wissen, möglich, Plankton aus ganz seichten Gewässern zu erlangen, sowie Wasser bis zu Tiefen von etwa 100 m, vielleicht selbst 200 m an Bord zu pumpen und nachher das Pumpwasser durch dichte Filter zu filtrieren. Die so erlangten Resultate sind, sobald man eine genügende Wassermasse filtriert, weit besser als die der Netzfänge für alle in großer Zahl auftretenden und größeren Formen, werden aber natürlich um so unsicherer, je seltener die Arten sind,

Digitized by Google

weil man schließlich doch im Maximum nur einige 100 Liter filtrieren kann, während das Netz mit Leichtigkeit in kürzester Zeit viele Hunderte durchpassieren läßt. Für größere Tiefen also und für Gebiete mit starken Strömungen, stürmischer Witterung, Brandung usw. wird die Pumpe kaum verwendbar sein, so gut und sicher sich sonst auch mit ihr arbeiten läßt (Lohmann). Als Filter werden verwendet: Papier- und Seidentaffetfilter, Armeefilter „System Bruckner" aus Infusorienerde. Auch mit Sedgwick-Rafter-Sandfiltern, Berkefeld-Filtern, Filtern aus plastischer Kohle, weißgegerbtem Ziegen- und Schafleder waren Versuche gemacht worden.

Es bleibt nun zu erwägen, ob durch die Methode der Aufpumpung des Wassers und der Aufsaugung desselben durch das freie Schlauchende ein Verlust an Fang eintreten kann. Nach Lohmanns Untersuchungen ist der „Pumpverlust" ein sehr geringer. Der bedeutsamste Verlust entsteht durch das Zugrundegehen zarter, empfindlicher Formen durch die Filtration und das Durchgehen der kleinsten Formen durch das Filter. Der Beweis, daß ein nicht unerheblicher Durchtritt von Organismen erfolgt, läßt sich leicht durch die Untersuchung des Filtrates führen. So fand Lohmann vor Syrakus, daß von *Thalassiothrix nitzschioides* noch 0,5%, von *Pontosphaera huxleyi* 16,2%, von *Gymnodinium* (10 μ groß) 26,0% und von nackten *Chrysomonadinen* (5—6,5 μ groß) 26,0% das Filter passiert hatten. Noch größer muß der Durchtritt der planktonischen Bakterien sein, worüber aber noch keine Zahlen vorliegen. Von größerer Bedeutung ist, daß, wie erwähnt, eine große Zahl nackter und zarter Formen bei der Filtration einfach zugrunde geht und viele im konservierten Zustande nur schwer wieder zu erkennen sind.

Neben dem „Filtrationsverlust" ist noch der „Abspülverlust" zu beachten, denn eine absolut vollständige Reinigung ist beim Filter ebensowenig ausführbar wie beim Netz, ist aber bei ersterem sicher gründlicher durchführbar. Nach Lohmanns Zählungen übersteigt auch der Spülverlust nicht die Schwankungen, die aus der Ungenauigkeit der Zählungen sich ergeben.

Die Filterfänge (filtriert mit „gehärtetem Filter" von Schleicher und Schüll in Düren im Rheinland) zeigen also im großen und ganzen nur geringe Verlustquellen; und auch diese können noch ausgeglichen werden durch die Untersuchung von Appendicularien-gehäusen und durch Zentrifugieren geschöpften Wassers.

Lohmann kam nämlich schon vor Jahren auf die Idee, die ungemein zarten Gehäuse der von den kleinsten Planktonten lebenden Appendicularien als feinste Planktonfallen und -filter zu verwerten.

Digitized by Google

Die Öffnungen der Gittermembranen nämlich, mit denen diese Gehäuse ausgestattet sind (Fig. 77), sind um vieles kleiner als die Löcher der Gazenetze (vgl. Fig. 49 und 50!); dazu ist die spaltartige Form der Maschen für unsere Zwecke viel günstiger als die fünfeckige des Gazemaschenwerkes. Bei den Oikopleuren schwankt die Breite der Löcher zwischen 9—46 μ, die Länge zwischen 65,4—127 μ. Der Planktongehalt dieser Appendiculariengehäuse (Fig. 78) kann direkt zu quantitativen Studien ausgewertet werden, denn Lohmann konnte feststellen, daß der Inhalt des Fangapparates annähernd nur den Rückstand von weniger als 100 ccm Wasser repräsentiert. Allerdings muß man darauf achten, nur frische Gehäuse zu wählen, da in alten, seit einiger Zeit bereits verlassenen Gehäusen starke Wucherungen von Nitzschien, Synedren, Bakterien und Monadinen eingetreten sein können. Den-

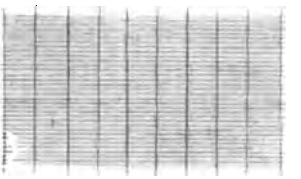


Fig. 77. Gitterwerk der Einströmungsöffnungen eines 8 mm langen Gehäuses von *Oikopleura rufescens Fol.* (Nach Lohmann.) (In gleicher Vergrößerung wie Fig 49 und 50!)

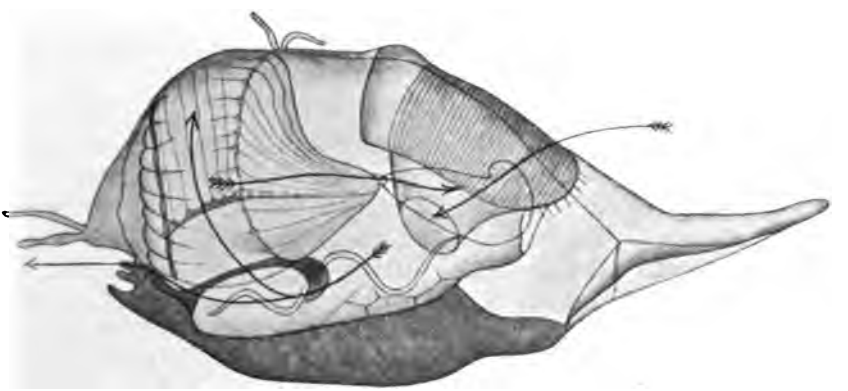


Fig. 78. Seitenansicht eines Gehäuses von *Oikopleura albicans Leuck.* (Nach Lohmann.)

Die Appendicularie ist in ihrer natürlichen Lage eingezeichnet.) Die Pfeile geben die Hauptbahnen des im Gehäuse zirkulierenden Wassers an:

1. rechter Pfeil: Bahn des eintretenden Wassers. Die (paarigen) Einströmungstrichter sind durch ein feines Gitterwerk nach außen abgeschlossen;
2. linker (Doppel-)Pfeil: Bahn des die „Schwanzkammer" durchströmenden Wassers, welches z. T. (untere Pfeilspitze) durch die Ausflußöffnung das Gehäuse als Strahl verläßt und das Gehäuse vorwärts treibt, z. T. (obere Pfeilspitze) in die „Zwischenflügelkammern" eintritt und von da in den Fangapparat fließt und hier seiner Schwebkörper beraubt wird;
3. mittlerer Pfeil: Bahn des in den Kiemenkorb der Appendicularie eintretenden Nahrungsstromes.

noch sind die Gehäuse zur Orientierung über das kleinste Plankton und zur Kritik anderer Methoden unübertroffen.

Digitized by Google

Quantitativ verwertbare und zugleich für das ganze Jahr gültige Untersuchungen über das Auftreten der kleinsten Planktonten ermöglicht endlich das Zentrifugieren von Wasserproben. Während man mittels der Pumpe das Plankton ganzer vertikaler Wassersäulen erlangen kann, setzt allerdings die Zentrifuge die Entnahme nur einzelner Wasserproben voraus, und mit ihrer Hilfe können daher nur Stichproben aus den verschiedenen Tiefen einer vertikalen Wassersäule untersucht werden. „Sie ist daher zwar überall anwendbar und dürfte vor allem auch zur Prüfung des Organismengehaltes der abyssalen Wasserschichten von Bedeutung werden; sie gestattet ferner eine genauere Analyse solcher Wasserproben auf die allerkleinsten und zartesten, skelettlosen Protisten. Aber sie ist nicht imstande, den Inhalt einer zusammenhängenden Wassersäule direkt zu bestimmen; nur durch Interpolation und Rechnung läßt sich aus dem Inhalte der einzelnen Wasserproben der wahrscheinliche Gehalt der ganzen Wassersäule finden."

Es hat sich nun gezeigt, daß sehr kleine Wasserproben (250 ccm im Mittelmeer, 15 ccm in der Ostsee, 10 ccm im Lunzersee) zur quantitativen Analyse des Planktons in weitem Umfange ausreichen, vorausgesetzt, daß die Zentrifuge nur zur Untersuchung der kleinsten, weder durch Müllergaze noch durch Papierfilter in quantitativ brauchbarer Weise fangbaren Organismen verwendet wird.

Die Anwendung der Zentrifuge für die Untersuchung des Planktons ist keineswegs neu. „Cori kam 1895 bei Versuchen mit einer sehr primitiven Zentrifuge, die im Maximum 1300 Umdrehungen pro Minute machen konnte, zu dem Ergebnis, daß lebendes Plankton sich nicht auf diese Weise sedimentieren lasse. Dagegen hatte im folgenden Jahre Dolley bereits vollen Erfolg mit einer sehr starken, besonders konstruierten Zentrifuge, die er »Planktonokrit« nannte und die nicht weniger als 8000 Umdrehungen in einer Minute ausführte. Er sedimendierte so jedesmal 2 l. Meerwasser in 1—2 Minuten und bestimmte auf diese Weise täglich den Gehalt des Meeres an Auftrieb nach Volumen und Gewicht." Auch Fild, Jackson, Juday, Kofoid, Krämer und Ward haben sich mit mehr oder weniger Erfolg der Planktonzentrifuge bedient.

Im wesentlichen besteht der Unterschied zwischen den Zentrifugen-Stichproben und der Untersuchung der Netz- und Filterfänge nur darin, daß bei den letzteren zunächst der Planktongehalt einer relativ recht großen Wassermasse gesammelt und erst zur Zählung in kleinste Stichproben zerlegt wird, während bei den ersteren die kleinsten Stichproben direkt dem Wasser selbst entnommen werden und sogar noch in lebendem Zustande untersucht werden können.

Digitized by Google

Literatur.

1. Agassiz, A. Report on the dredging operations of the westcoast of Central Amerika..... carried on by the „Albatross". Bull. Mus. Comp. Zool. Harward College. Cambridge, Bd. 23. 1892.
2. Agassiz, A. Reports on the scientific results of the expedition to the tropical pacific. I. Preliminary report. Mem. Mus. Comp. Zool. Harward College. Bd. 26. Nr. 1. 1902.
3. Amberg, O. (s. p. 46 Nr. 1).
4. Apstein, C. (s. p. 7 Nr. 1).
5. Apstein, C. (s. p. 46 Nr. 3).
6. Apstein, C. Das Sammeln u. Beobachten von Plankton, in Neumayer. Anleitung z. wissensch. Beob. a. Reisen. 2 Bde. 3. Auflage. Hannover, M. Jänecke, 1906.
7. Aurivillius, C. W. S. Vgl. tiergeogr. Unters. ü. d. Pl.-Fauna im Skagerak. Kongl. svensk. Vet. Akad. Handlingar. Bd. 30. 1898.
8. Bachmann, H. Die Planktonfänge mittels der Pumpe. Biol. Cbl. Bd. 20. 1900.
9. Borgert, A. Ein einfaches Netz z. Fischen von Plankton bei schneller Fahrt. Z. f. wiss. Mikr. Bd. 12. 1896.
10. Bouvier, E. L. Quelques impressions d'un naturaliste au cours d'une campagne scientifique de S. A. le Prince de Monaco. (1905). Bull. Inst. Océanogr. Monaco Nr. 93. 1907.
11. Buchet, G. Appareil pour les pêches pélagiques à grande vitesse. Bull. soc. zool. de France. Bd. 20. 1895.
12. Buchet, G. Considerations au dosage du plankton de surface. Paris, Bureaux des deux Revues. 1900.
13. Burckhardt, G. (s. p. 71 Nr. 6).
14. Burckhardt, G. Vertikaler, nicht horizontaler Planktonfang auf limnologischen Streifzügen. Intern. Revue d. ges. Hydrobiol. Bd. 1. 1908.
15. Bruce, W. S. The „Scotia" closing plankton net. Proc. R. Pys. Soc. Edinbourgh. Bd. 15. 1904.
16. Chun, C. (s. p. 71 Nr. 9).
17. Chun, C. Atlantis. Bibl. Zool. Heft 19. 1896.
18. Chun, C. (s. p. 17 Nr. 4).
19. Cleve, P. T. Report on Plankton coll. by M. Th. Wulff during a voyage to and from Bombay. Arkiv f. Zoologi. Bd. 1. 1903.
20. Cori, C. J. Ü. d. Verwendung der Zentrifuge in der zoologischen Technik. Z. f. wiss. Mikrosk. Bd. 12. 1895.
21. Cori, C. J. Ein horizontal fischendes Schließnetz. Z. f. wiss. Mikrosk. Bd. 14. 1897.
22. Cori, C. J. Ein Planktonnetz. Österr. Fischerei-Ztg. 2. Jhg. 1904.
23. Doflein, F. (s. p. 46 Nr. 11).
24. Dolley, C. S. The Planktonokrit. Proceed. Acad. Natur. Sci. Philadelphia. 1896.
25. Ekman, S. (s. p. 71 Nr. 15).
26. Fild, C. W. Use of the Centrifuge for collecting Plankton. Science. N. S. Bd. 7. 1898.
27. Fischer, B. (s. p. 120 Nr. 14).
28. Fordyce, C. A new plankton pump. Proc. and Collect. of Nebraska State hist. soc. II. Serie. Bd. 2. 1898.

Digitized by Google

29. Fowler, G. H. Description of a new Midwater Tow-net. Proc. of zool. soc. London for 1898.
30. Frenzel, J. Zur Planktonmethodik. Biol. Cbl. Bd. 17. 1897.
31. Fuhrmann, O. Zur Kritik der Planktontechnik. Biol. Cbl. Bd. 19. 1899.
32. Giesbrecht, W. Ein neues Schließnetz. Mitt. zool. Station Neapel. Bd. 11. 1895.
33. Haeckel, E. (s. p. 120 Nr. 23).
34. Heincke, F. Die Arbeiten der biol. Station auf Helgoland i. J. 1893. Wiss. Meeresunters. N. F. Bd. 1. 1894.
35. Heincke, F. Die Arbeiten d. kgl. biol. Anstalt auf Helgoland ... in Herwig, W. Die Beteiligung Deutschlands a. d. intern. Meeresforsch. 1. u. 2. Jahrg. Berlin 1905.
36. Hensen, V. (s. p. 47 Nr. 18).
37. Hensen, V. Methodik d. Untersuchungen. Erg. d. Pl. Exp. Bd. 1. B. 1895.
38. Hensen, V. Ü. d. quantitat. Bestimmung d. kleineren Planktonorganismen. Wiss. Meeresunters. N. F. Bd. 5. Abt. Kiel. 1901.
39. Herdman, W. A., Thompson, J. C., Scott, A. On the plankton collected continuously during two transverses of the North Atlantic in the summer of 1897. Trans. L'pool Biol. Soc. Bd. 12. 1897.
40. Hjort, J. Die erste Nordmeerfahrt des norw. Fischereidampfers „Michael Sars" i. J. 1900. Peterm. Mitt. Bd. 47. 1901.
41. Jackson, D. D. On an Improvement in the Sedgwick-Rafter Method. Techn. Quart. Bd. 9. 1896.
42. Jackson, D. D. An improved Filter for microscopical Water Analysis. Techn. Quart. Bd. 11. 1898.
43. Juday, Ch. The Plankton of Turkey Lake. Proceed. Indiana Acad. Science. 1896 (1897).
44. Kofoid, C. A. Plankton Studies I. Methods and Apparatus in Use in Plankton Investigations at the Biolog. Exp. Station of the Univ. of Illin. Bull. Ill. State Lab. Nat. Hist. Bd. 5. 1897.
45. Kofoid, C. A. On some important Sources of Error in the Plankton Methode. Science N. S. Bd. 6. 1897.
46. Kofoid, C. A. A self-closing water bucket for plankton investigations. Publications de Circonstance. Cons. perm. intern. pour l'expl. de la mer. Nr. 32. 1905.
47. Krämer, A. (s. p. 97 Nr. 22).
48. Lakowitz, N. Ein neues Horizontalschließnetz. Schr. naturf. Ges. Danzig. N. F. Bd. 9. 1896.
49. Lo Bianco, S. Die pelag. Tiefenfänge der Maja in d. Nähe von Capri. Leipzig 1903.
50. Lo Bianco, S. (s. p. 121 Nr. 32).
51. Lohmann, H. Ü. d. Fischen mit Netzen aus Müllergaze Nr. 20. Wiss. Meeresunters. N. F. Kiel. Bd. 5. 1901.
52. Lohmann, H. Ü. d. Reichtum d. Meeres an Plankton. Wiss. Meeresunters. N. F. Abt. Kiel. Bd. 7. 1902.
53. Lohmann, H. Unters. z. Feststellung d. vollständ. Gehaltes d. Meeres an Plankton. Wiss. Meeresunters. N. F. Abt. Kiel. Bd. 10. 1908.
54. Marsh, C. D. The limnetic Crustacea of Green lake. Trans. Wisc. Acad. Bd. 11. 1897.
55. Monaco, A. v. (s. p. 17 Nr. 14).
56. Monaco, A. v. Sur les premières campagnes scientifiques de la Princesse Alice. Compt. rend. Acad. Sc. 7. I. 1895.

Digitized by Google

57. Peck, J. I. and Harrington, N. R. Observations on the plankton of Puget Sound. Biol. Cbl. Bd. 18. 1898.
58. Pfenniger, A. (s. p. 47 Nr. 36).
59. Portier, P. et Richard, J. Sur une méthode de prélèvement de l'eau de mer destinée aux études bactériologiques. Bull. Inst. Océanogr. Nr. 97. 1907.
60. Reighard, J. E. A biological examination of lake St. Clair. Bull. Michigan Fish. Comm. Nr. 4. 1894.
61. Richard, J. Modification du filet bathypélagique de Giesbrecht. Bull. Soc. zool. France. Bd. 21. 1896.
62. Richard, J. Les campagnes scientifiques de S. A. S. le Prince Alb. Ier de Monaco. Exposition universelle de 1900. Impr. de Monaco 1900.
63. Richard, J. Campagne scientifique du Yacht Princesse Alice en 1903. Bull. Mus. Océan. Monaco. Nr. 11. 1904.
64. Ruttner, F. Ü. d. Anwendung v. Filtration und Zentrifugierung . . . . . a. d. Lunzer Seen. Intern. Revue d. ges. Hydrobiol. Bd. 2. 1909.
65. Schütt, F. (s. p. 8 Nr. 22).
66. Steche, (O.). Über leuchtende Oberflächenfische aus dem malayischen Archipel. Verh. deutsch. zool. Ges. Rostock u. Lübeck. 1907.
67. Viguier, C. Nouvel appareil pour la recherche et la récolte rapide du plankton. Arch. zool. exp. Notes et revue. 4. Ser. Bd. 5. Nr. 3. 1906.
68. Voigt, M. Beitr. z. Methodik d. Planktonfischerei I. Ein horiz. fischendes Schließnetz. Plöner Forschgsber. Bd. 9. 1902.
69. Volk, R. Die bei der Hamburgischen Elbeuntersuchung angewandten Methoden zur quant. Ermittelung des Planktons. Mitt. Nat. Mus. Hamburg. Bd. 18. 1901.
70. Volk, R. Über die biolog. Elbeuntersuchung des Naturh. Museums in Hamburg. Verh. deutsch. zool. Ges. Rostock u. Lübeck. 1907.
71. Ward, H. B. A biological Examination of Lake Michigan. Bull. Mich. Fish. Comm. Nr. 6. 1896.
72. Ward, H. B. A comparative study in methods of plankton measurement. Trans. Americ. Microsc. Soc. Bd. 21. 1900.
73. Whipple, G. C. (s. p. 101 Nr. 13).
74. Zacharias, O. Ein Wurfnetz zum Auffischen pflanzl. u. tier. Schwebewesen. Plöner Forschsb. Bd. 10. 1903.
75. Zacharias, O. Der Planktonseiher „Ethmophor". Arch. f. Hydrob. Bd. 2. 1907.

3. Beobachten, Züchten, Konservieren und Färben des Planktons.

Die großen Fortschritte unserer mikroskopischen Technik verführen den Anfänger nur zu oft zu einer Geringschätzung und Vernachlässigung der Beobachtung des lebenden Objektes. Es kann daher dieses Kapitel nicht besser eingeleitet werden als mit der nachdrücklichen Aufforderung, das Plankton, soweit es nur immer möglich ist, vor allem im lebenden Zustande zu beobachten, zunächst mit freiem Auge, dann in einem Uhrschälchen (mit flachem Boden!) auf einer Stativlupe, und endlich unter dem Mikroskop.

Bei einiger Übung lassen sich unschwer schon mit freiem Auge zahlreiche, selbst recht kleine Planktonten, namentlich nach der Art

Digitized by Google

ihrer Bewegung erkennen, und größere Formen, die gewöhnlich nur in entsprechend geringerer Individuenzahl mit gefangen werden, wie die durchsichtige *Leptodora* (Fig. 79) und *Sida* im Süßwasser, Fritillarien, Copilien (Fig. 28, S. 69) und kleinere Crustaceenlarven im Meeresplankton, werden so weniger leicht übersehen und können einzeln mit einer als Heber benutzten Glasröhre aus dem Sammelglase gefangen und isoliert werden.

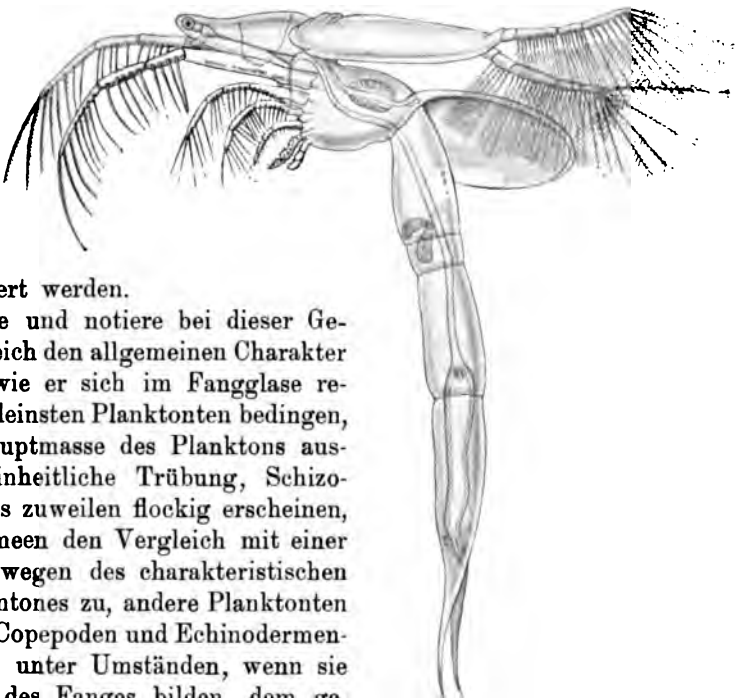


Fig. 79. *Leptodora Kindti* (Focke). (Nach Lilljeborg und Weißmann.)

Man beachte und notiere bei dieser Gelegenheit auch gleich den allgemeinen Charakter des Planktons, wie er sich im Fangglase repräsentiert: die kleinsten Planktonten bedingen, wenn sie die Hauptmasse des Planktons ausmachen, eine einheitliche Trübung, Schizophyceen lassen es zuweilen flockig erscheinen, zahlreiche Diatomeen den Vergleich mit einer Limonade auch wegen des charakteristischen gelblichen Farbentones zu, andere Planktonten wieder, wie z. B. Copepoden und Echinodermenlarven, verleihen unter Umständen, wenn sie die Hauptmasse des Fanges bilden, dem gesamten Plankton einen Stich ins Rote.

Zur Lupenbeobachtung eignet sich am besten eine Stativlupe mit großer, nicht zu schwacher Linse, die an einem langen, beweglichen Arm befestigt, das Absuchen der ganzen Glasplatte, die den Lupentisch vorstellt, ermöglicht. Der Spiegel darf dementsprechend nicht fixiert, sondern muß frei beweglich sein. Allen diesen Anforderungen entspricht am besten die Hatscheksche Präparierlupe (von Mechaniker J. Kettner in Prag). Für Planktonuntersuchungen an Bord hat Richard einen speziellen Apparat konstruiert. Weiters hat die Firma Zeiß ein Mikroskopobjektiv für Untersuchungen unter Wasser unter dem Namen „Planktonsucher“ in den Handel gebracht (Harting und P. Mayer).

Die einzelnen Planktonproben werden dem Sammelglase je nach Bedarf von der lichtseitigen Wasseroberfläche oder vom Grunde des

Digitized by Google

Gefäßes (an der Zimmerseite dann) mittels einer Pipette oder Glasröhre entnommen und darauf vorsichtig in ein Uhrschälchen mit flachem Boden entleert.

Für die mikroskopische Untersuchung kann natürlich jedes gute Instrument verwendet werden, doch versichern erfahrene Planktologen, daß eine verläßliche Durchmusterung des Fanges, bei der keine Formen übersehen werden können, nur mit dem Hensenschen Zählmikroskop ausführbar ist, das allein ein planmäßiges und vollständiges Durchsuchen des Fanges unter dem Deckglase ermöglicht.[1])

Zur leichteren Untersuchung lebhaft sich bewegender Mikroplanktonten empfiehlt es sich, auf dem Objektträger dem Wasser gelöstes Kirschgummi, Tragantgummi oder dgl. zuzusetzen. Volk empfiehlt noch besonders Quittenschleim bei der Beobachtung von Ciliaten und Rotatorien dem Präparate zuzusetzen.

Für den Anfänger dürfte der Hinweis auf die absolute Notwendigkeit des Zeichnens lebender Planktonten (unter Zuhilfenahme eines Zeichenprismas und mit Angabe der Vergrößerung) nicht überflüssig sein. Trotz der Vollkommenheit der mikrophotographischen Technik, die ja auch in der Planktologie überreichlich Verwendung findet, scheint mir immer noch eine gute Handzeichnung weitaus wertvoller als die schönste Photographie zu sein, und ihre Anfertigung auch verhältnismäßig weniger — zeitraubend!

Hinderlich für eine längere Beobachtung lebender Planktonten ist bisweilen ihre Vergänglichkeit, doch ist es immerhin möglich, unter gewissen günstigen Umständen das Plankton länger frisch zu erhalten, als man gewöhnlich erwartet, und nicht wenige Planktonten sind minder empfindlich, als man glauben könnte.

Nach Oberg ist es vorteilhaft, darauf zu achten, daß bei der Beobachtung unter der Lupe nicht der warme kohlensäurereiche Atem das Wasser mit dem lebenden Plankton trifft.

Nach meinen Beobachtungen halten manche Quallen (*Chrysaora* [Farbentafel Fig. 6]) ohne weiteres Zutun in Kelleraquarien oft viele Wochen aus, nur ihr Volumen schwindet allmählich.[2])

Im Roten Meer war es mir möglich, das früh morgens gefischte Plankton trotz der sommerlichen Hitze mittels der Bahn von Port

1) Siehe darüber Kap. III. S. 182.

2) Im wesentlichen erklärt sich dieser Schwund der Leibessubstanz nach Fürth derart, daß sich ein erheblicher Teil des Gewebes unoxydiert im Wasser löst, daß sich sonach eine partielle Desintegration der Gewebe, noch während das Tier lebt, vollzieht.

Digitized by Google

Tewfik nach Suez zu schaffen, wo es zum größten Teil noch lebend untersucht werden konnte.

Auch ist es möglich, lebendes Hali-Plankton bei geeigneter kühler Temperatur weit ins Binnenland zu senden. Frühzeitiges Absterben der Zooplanktonten hat vielleicht nicht, wie man früher glaubte, darin seine Ursache, daß die freien Schwebewesen in zu engen Gefäßen sich aufhalten müssen, sondern in unzureichender Ernährung. Tatsächlich gelang Ostwald die Zucht der als sehr hinfällig bekannten Hyalodaphnien sogar in ganz kleinen Tuben erst dann, als er sie in geeigneter Weise (mit zerriebenen Plankton-Diatomeen) zu füttern begann. Krätzschmar gibt als passendes Futter der *Anuraea aculeata* die kleine Protococcacee *Kirchneriella lunaris* an. Als noch günstiger erwies sich „besonders für die kurzstacheligen, kleineren Anuraeen eine ähnliche Alge von geringeren Dimensionen, die den Palmellaceen zuzurechnen ist." Selbst zu Experimenten[1]) konnten die Tiere benutzt werden. Aber auch andere Momente, wie genügende Durchlüftung, Schutz vor Verunreinigung des Wassers und kontinuierliche Wasserbewegung sind unter Umständen nicht außer acht zu lassen; die große Bedeutung der letzteren scheint zur Genüge aus den neueren Zuchtversuchen mit verschiedenen Planktonten hervorzugehen. In künstlich bewegtem Wasser konnten bisher mit Erfolg Planktondiatomeen (von Karsten), Medusen (von E. T. Brown), Hummerlarven (von Mead) und Jungfische von *Blennius* (von Garstang), *Solea* u. a. (von P. Fabre-Domergue und E. Biétrix) gezüchtet werden. Zur Wasserbewegung verwendete Karsten eine an einem Kinostatenuhrwerk befestigte Tonscherbe, die im Verlaufe von je 3 Minuten ca. 5mal ins Wasser tauchte und wieder emporgehoben wurde; in ähnlicher Weise wirkt eine Glasscheibe in Browns „plunger jar". In Concarneau werden die Jungfische in 4 ca. 50 Liter fassende Glasgefäße gesetzt, und die schief zur Achse eingesetzte Glasscheibe wird durch einen 1/4 HP starken Heißluftmotor in Bewegung gesetzt (Fig. 80). Mead gebührt das

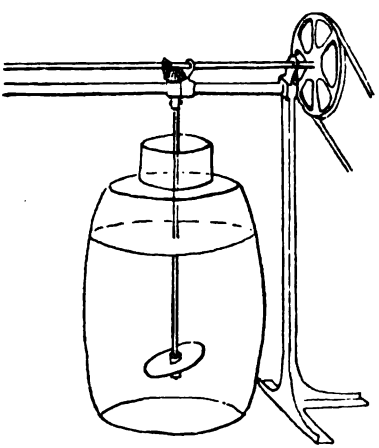


Fig. 80. Apparat zur Aufzucht von planktonischen Fischlarven. (Nach Fabre-Domergue u. Biétrix.)

1) Zucht in warmem oder kaltem Wasser, in verdünnter Salzlösung, Glycerinlösung, in mit Quittenschleim verdicktem Wasser u. dgl.

Digitized by Google

Verdienst, mit seinen Hummerlarven den ersten Versuch in größerem Maßstabe ausgeführt zu haben. Die Hummerbrutanstalt der Rhode Island Fish Commission (Fig. 81) ist auf einem großen Schwimmfloß untergebracht. In den einzelnen aus starken Balken gezimmerten Rahmen sind große Brutsäcke von 6×6, bzw. 12×12 Fuß Bodenfläche und 4 Fuß Tiefe versenkt; sie sind aus Segeltuch verfertigt und haben im Boden ein großes, mit weitmaschiger Gaze ausgefülltes Fenster, welches dem Wasser freien Zutritt gestattet. Während des Betriebes ragen natürlich die oberen Ränder der Säcke aus dem Wasser heraus. Große zweiflüglige Propeller erhalten das Wasser im Innern jedes Brutsackes in beständiger Bewegung. Die gleichmäßig-langsame Rotation der Propeller (10 Umdrehungen in der Minute) bewirkt ein kleiner $2^1/_2$ HP Gasolinemotor. In diesen Brutsäcken verbringen die Hummerlarven ihre am meisten gefährdeten planktonischen Stadien und werden erst, wenn sie das 4. oder „Bodenstadium" erreicht haben, vorsichtig ins Meer ausgesetzt.

Fig. 81. Hummernzuchtanstalt auf Rhode Island. (Nach Ehrenbaum.)

Auch die Aufzucht mariner Fische wird hauptsächlich in Amerika in großem Maßstabe betrieben. Als Brutgefäße werden in Woods Hole „Hatching Jars" verwendet. Die Wasserbewegung wird hier durch einen von unten nach oben gehenden Wasserstrom erzeugt, der zugleich die abgestorbenen Eier automatisch durch ein Abflußrohr nach außen befördert. Zur Zeit des Ausschlüpfens der Jungfische wird der Druck des zufließenden Wassers möglichst vermindert. Die Jungfische werden dann durch das Abflußrohr langsam in die Brutkästen übergeführt.

Die Brutanstalten befinden sich teils an Land, teils auf eigenen Fischdampfern, die den Fischerbarken folgen. Sofort nach dem Fang der Dorsche, mit deren Aufzucht man sich hauptsächlich befaßt, wird die künstliche Befruchtung vorgenommen, und die befruchteten Eier kommen darauf in die schwimmenden Brutanstalten.

Mit Hilfe eines an den Brutgläsern angebrachten Maßstabes läßt sich die Zahl der gesammelten Eier berechnen. In Woods Hole können zu gleicher Zeit 70000 Dorscheier gezüchtet werden.

Die schottische Station in Dunbar liefert jährlich 30 Millionen Schollen, und in der Anstalt zu Floedwig bei Bergen werden 300 Millionen junge Dorsche ausgebrütet.

Digitized by Google

Recht schwierig und größtenteils noch ungelöst ist die Frage einer passenden Fütterung der jungen Brut.

Für die ersten Stadien mariner Fischlarven (*Solea*) empfehlen Fabre-Domergue und Biétrix die kleine, in Salinen massenhaft vorkommende Volvocacee, *Dunaliella salina* (Fig. 82), die leicht und jederzeit zu beschaffen ist und auch in Aquarien gezüchtet werden kann. Für ältere Fischlarven ist wohl Plankton selbst (Copepoden usw.) das natürlichste Futter und wird ja auch, wo es leicht in genügender Menge zu fischen ist, bei der Aufzucht der Süßwasserfische (Salmoniden usw.) verwendet. Andernfalls wird man zu den üblichen Kunstfuttermitteln (Hirn, Milz, Topfen) greifen müssen. Mead fütterte seine jungen Hummerlarven mit fein zerteiltem Muschel- und Fischfleisch.

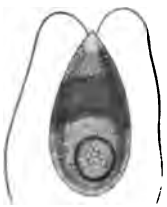


Fig. 82. *Dunaliella salina Dunal.* (Nach Hamburger.)

Vielleicht wird es in Zukunft gelingen, ein geeignetes lebendes Kleinfutter (litorale Krustaceen usw.) als Fischfutter im großen aufzuziehen, und für die Futtertiere wäre möglicherweise die oben erwähnte *Dunaliella* eine geeignete Nahrung.

Die Salmonidenzüchter legen ja vielfach besondere Cladocerenkulturen an, um ihren Jungfischen ein „natürliches" Futter bieten zu können.

Bei der Züchtung der planktonischen Süßwasserbakterien endlich bedient man sich der in der Bakteriologie üblichen Nährböden (Peptongelatine u. dgl.). Für marine Bakterien verwendete Fischer Seefischbouillon mit Pepton in Gelatine, ein Kulturboden, der allerdings nur metatrophe, aber keine prototrophen Bakterien zu züchten gestattet.

Zur Kultur der stickstoffbindenden Meeresbakterien verwendet Keutner Winogradskys „elektive" Kulturmethode; als Nährsalz Dikaliumphosphat, Magnesiumsulfat, als Kohlenstoffquelle Mannit oder Dextrose, als Lösungsmittel reines, filtriertes Seewasser. (Näheres darüber bei E. Küster, s. Literatur-Verz.)

* * *

So wenig wir früher in der Lage waren, einen Universalplanktonfangapparat anzugeben, ebensowenig ist es uns möglich, das Rezept eines Universal-Konservierungsmittels mitzuteilen.

Wohlfeilheit und Einfachheit im Gebrauch sichern dem Formol (eine 40%ige Lösung des Gases Formaldehyd oder Methylaldehyd in Wasser) auch in der Planktologie einen hervorragenden Platz. Genügt doch ein Zusatz von wenigen Tropfen Formol zum konzentrierten

Digitized by Google

Fang, so daß das Wasser, in dem das Plankton enthalten ist, ungefähr einer 2—4%igen Lösung entspricht, um das Plankton in nicht zu rigorosen Ansprüchen wenigstens genügender Weise zu fixieren.

Für einige zartere Planktonten, so für Quallen, Jungfische, dürfte Formol sogar die anderen Fixierungsmittel namentlich bezüglich der Form- und Farbenerhaltung, auf die es speziell für Musealzwecke in erster Linie ankommt, bei weitem übertreffen. Es ist vorteilhaft, Medusen vor dem Fixieren in Formol mit Cocain (3 ccm einer 1%igen Lösung für 100 ccm Seewasser) zu lähmen.

In den meisten Fällen wird es aber angezeigt sein, das Formol nur in Gemischen zu verwenden. Für kleinere Planktonformen, besonders für Phytoplanktonten wird eine Mischung von Formol, Methylalkohol und Holzessig zu gleichen Teilen empfohlen (Pfeiffers Gemisch).

Gran empfiehlt für marines Phytoplankton das Gilsonsche Gemisch (Pikrinsäure 2 g, Formol [40%] 40 ccm, Chloroform 2 ccm, Seewasser 1000 ccm). Es ist vorteilhaft, die Lösung in doppelter Stärke zu bereiten und die Verdünnung während der Konservierung mit dem Seewasser vorzunehmen, in welchem die Planktonorganismen leben. Die Fänge können monatelang in der Lösung aufbewahrt werden.

Hensen und Apstein verwenden zur Fixierung quantitativer Planktonfänge Kleinenbergs Pikrinschwefelsäure (Pikrinsäure 1 g, konz. Schwefelsäure 2 ccm, Wasser 100 ccm, filtrieren und mit 300 ccm Wasser verdünnen). Für unsere Zwecke ist es wegen der meist nicht unbedeutenden Wassermenge, in der sich der Fang befindet, nötig, die Lösung nur so weit zu verdünnen, daß sich erst nach Zusatz der Fixierungsflüssigkeit in das den Planktonfang enthaltende Wasser die von Kleinenberg gewünschte Verdünnung der Lösung ergibt. Nach der Fixierung wird der Fang sofort in 60% Alkohol gut ausgewaschen und in stärkerem Alkohol (70—80%) konserviert.

Als sehr brauchbar erwies sich auch zur Planktonfixierung die Flemmingsche Flüssigkeit (Chroms. 1% . . . 75 ccm, Osmiums. 2% . . . 20 ccm, Eisessig 5 ccm); nach längerer Einwirkung (1—2 Tage) wird der Fang in Wasser gut ausgewaschen und in steigendem Alkohol konserviert.

Außerdem kommen noch als Fixierungsmittel Sublimatgemische und starker Alkohol in Betracht (n. b. Seewasser bildet mit Alkohol einen unangenehmen Niederschlag!)

Besonders zarte Formen, wie ausgewachsene *Eucharis*, lassen sich gegenwärtig überhaupt nicht gut konservieren.

Digitized by Google

Will man für weitere mikroskopische Untersuchungen das gesamte Plankton färben, so kommen dabei in erster Linie Carminfarbstoffe (Boraxcarmin, mit nachherigem Auswaschen in salzs. Alkohol), weiters hauptsächlich für kleinere Objekte Färbungen mit Hämatoxylin und Hämatein in Betracht.

Eine Beschleunigung des Absinkens namentlich der kleineren Planktonten gelegentlich der Fixierung, Konservierung und Färbung kann durch jedesmaliges Zentrifugieren des Fanges erzielt werden. Schonender noch ist vielleicht die Behandlung des Planktons in dem Corischen Auftriebsieb. Dasselbe besteht aus einem oben trichterförmig erweiterten, unten mit einem Gazeläppchen verschlossenen Glastubus, dessen unterer Teil in ein Glasgefäß mit größerem Lumen gestellt werden kann. In dem Auftriebsieb können sämtliche Manipulationen des Planktons vom Fixieren bis zum Färben und Aufhellen in Nelkenöl oder Xylol ausgeführt werden.

Die Kieler Zoologen benützen einen nach demselben Prinzip konstruierten „Handfiltrator". Nach Seawells Methode wird einfach das geschöpfte oder gepumpte planktonhaltige Wasser mit etwas Formol versetzt. Wenn sich das abgetötete Plankton abgesetzt hat, wird das darüber befindliche Wasser mit einem Heber entfernt.

Die Überführung des gefärbten Planktons aus dem Wasser in Glyzerin oder aber nach Überführung durch die Alkoholstufen aus absolutem Alkohol in Xylol oder Nelkenöl geschieht am schonendsten mittels der sogenannten Senkmethode. Es wird in diesem Falle eine genügend weite und nicht zu hohe Glastube je nachdem zuunterst mit Glyzerin und darüber vorsichtig mit einer Schicht Wasser oder aber im zweiten Fall mit einer Schicht Xylol oder Nelkenöl und darüber mit einer Schicht Alkohol absolut. gefüllt. In die obere Schicht wird nun vorsichtig das Plankton gebracht und da sich die beiden Schichten (Wasser und Glyzerin bzw. Xylol oder Nelkenöl und Alkohol absol.) nahezu nicht mischen, sinken die Objekte vorerst nur bis an jene Grenzschicht und erst später sehr langsam in dem Maße in die Tiefe, als sich die Durchtränkung der Planktonten mit Glyzerin oder Xylol bzw. Nelkenöl vollzieht. Die unangenehmen Schrumpfungen der Objekte werden durch diese Methode vermieden.

Als Einschlußmasse der Planktonpräparate kann Kanadabalsam oder Glyzerin benutzt werden. Krämer empfiehlt Glyzeringelatine (Wasser 42 ccm, Gelatine 7 g, Karbolsäure 1 g, heiß durch Glaswolle filtriert.)

In den marinen Planktonfängen mitunter enthaltene, zusammenhängende Massen kleinerer Planktonten (hauptsächlich kleine Radiolarien), dem bloßen Auge als gallertige Schleimklümpchen sichtbar,

Digitized by Google

wurden während der Planktonexpedition mit Carmin gefärbt und in Kanadabalsam zwischen zwei dünne Glimmerplättchen eingeschlossen („Schleimpräparate").

Wir beschränkten uns hier auf die Herstellungsweise solcher mikroskopischen Präparate, die eine Übersicht über das gesamte, gefangene Plankton geben sollen. Für detailliertere Untersuchungen einzelner Planktonformen sind gewöhnlich besondere Präparationsmethoden erforderlich, die in den mikrotechnischen Handbüchern und in den betreffenden Spezialwerken nachgesehen werden müssen.

Für längere Aufbewahrung des Planktons ist jedenfalls (von größeren Medusen, Salpen usw. abgesehen) Alkohol das beste Konservierungsmittel. Die einzelnen Fänge verwahrt man in gut schließenden Pulvergläsern (mit weitem Hals und Glasstöpsel) oder in Glastuben, die mit Korkstöpseln oder Wattepfropfen (beide mit Staniol umwickelt!) verschlossen, in größerer Menge in große, weithalsige, mit Alkohol gefüllte Sammelgläser getan werden können. Jeder Fang muß natürlich genau etikettiert sein. Ein mit weichem Bleistift beschriebener Zettel, der folgende Daten enthält:

1. Die fortlaufende Journal- bzw. Fangstationsnummer,
2. Ortsangaben,
3. Datum,
4. Art des Fangapparates,
5. Tiefe des Fanges,
6. Konservierung,

soll so zwischen Tube und Stöpsel, ohne herauszuragen, geklemmt werden, daß er möglichst wenig im Plankton begraben ist und die Schrift auch ohne jedesmaliges Öffnen des Gefäßes schon von außen zu lesen ist.

Große Sorgfalt ist auf die Führung des Fangjournales zu verwenden. Nach Apstein wären in einem Formular für marine Planktonfischerei, das, entsprechend verändert, auch für Limnoplanktonfischerei als Muster gelten kann, etwa folgende Rubriken anzulegen:

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Stations-Nr.	Datum	Uhr		Position		Fangtiefe in m	Tiefe des Bodens in m	Temperatur		Salzgehalt in ‰	Strömung	Winde		Wasserfarbe	Durchsichtigkeit	Meteorolog. Daten	Plankton Volumen	Anmerk.
				Breite	Länge	Fangapparat		in m	°C		nach Stärke in Sm. pro Stunde	Richtung aus	Stärke 0—12	Richtung aus	Stärke 0—9		gemessen	berechnet auf 1 qm	

Digitized by Google

Daß bei allen Planktonarbeiten möglichst auf Exaktheit aller Manipulationen und Sauberkeit der Instrumente zu sehen ist, mag zum Schlusse, obwohl selbstverständlich, noch ausdrücklich bemerkt werden.

Literatur.

1. Apstein, C. (s. p. 7 Nr. 1).
2. Apstein, C. (s. p. 161 Nr. 6).
3. Behrens, W. Tabellen zum Gebrauche bei mikroskopischen Arbeiten. Leipzig, S. Hirzel, 1898.
4. Browne, E. T. On keeping medusae alive in an aquarium. Journ. Marin. Biolog. Assoc. Bd. 5. 1898.
5. Browne, E. T. Biscayan-Plankton. P. 9. The medusae. Trans. Linn. Soc. London (2) Bd. 10. 1906.
6. Cori, C. J. Das Auftriebsieb. Z. f. wiss. Mikr. Bd. 10. 1893.
7. Cori, C. J. (s. p. 161 Nr. 20).
8. Delap, M. J. Notes on the rearing, in an aquarium, of Cyanea Lamarki Per. et Les. Ann. Rep. Fish. Ireland 1902—1903 Pt. II. App. I. [1905.]
9. Ehrenbaum, E. Künstliche Zucht und Wachstum des Hummers. Mitt. Deutsch. Seefischerei-Vereines Nr. 6. 1907.
10. Fabre-Domergue, P. et Biétrix, E. Développement de la sole. Travail du laborat. de zool. maritime de Concarneau 1905.
11. Fürth, O. v. Vgl. chem. Physiologie d. nied. Tiere. Jena, G. Fischer, 1903.
12. Garstang, W. Preliminary experiments on the rearing of seafish larvae. Journal of the mar. biol. Association. Bd. 6. 1900.
13. Gran, H. H. Die Diatomeen d. arkt. Meere. Fauna arctica. Bd. 3. 1904.
14. Harting, H. Ein neues Mikroskopobjektiv für zoolog. u. a. biolog. Untersuchungen unter Wasser. Z. f. wiss. Mikrosk. Bd. 15. 1898.
15. Hensen, V. (s. p. 47 Nr. 18).
16. Karsten, G. Die Formveränderung von Sceletonema cost. Wissenschaftl. Meeresunters. N. F. Kiel. Bd. 3. 1898.
17. Keutner, J. Ü. d. Vorkommen u. d. Verbreitg. stickstoffbindender Bakterien im Meere. Wiss. Meeresunters. N. F. Kiel. B. 8. 1905.
18. Krämer, A. (s. p. 97 Nr. 22).
19. Krätzschmar, H. Ü. d. Polymorphismus von Anuraea aculeata Ehrbg. Intern. Revue der ges. Hydrobiol. B. 1. 1908.
20. Küster, E. Kultur d. Mikroorganismen. Leipzig-Berlin, B. G. Teubner, 1907.
21. Lee, A. B. und Mayer, P. Grundzüge d. mikrosk. Technik. Berlin, R. Friedländer & Sohn, 1907.
22. Lo Bianco, S. Metodi usati nella stazione zoologica per la conservazione degli animali marini. Mitt. zool. St. Neapel. Bd. 9. 1889—1891.
23. Mayer, P. Über die Verwendung des Planktonsuchers. Z. f. wiss. Mikrosk. Bd. 21. 1904.
24. Oberg, M. Die Metamorphose der Planktoncopepoden der Kieler Bucht. Wissensch. Meeresunters. N. F. Kiel. Bd. 9. 1906.
25. Ostwald, W. Experimentelle Untersuchungen über den Saisonpolymorphismus bei Daphniden. Arch. Entwicklgsmech. Bd. 18. 1904.
26. Pfeiffer, R. v. W. Beitr. z. Fixierung und Präparation der Süßwasseralgen. Österr. botan. Zeitschr. Bd. 48. 1898.

Digitized by Google

27. Rakus, A. u. Scheidlin, K. v. Praktische Unterweisung in der Massenkultur der lebenden Fischnährtiere. Wien 1902.
28. Richard, J. Sur des instruments destinés à la récolte et à l'examen préliminaire du plankton microscopique et sur la presence du genre Penilia dans la Méditerranée. Bull. Mus. Oc. Monaco. Nr. 52. 1905.
29. Seawell, B. L. Methode of Concentrating Plankton without Net or Filter. Trans. Am. Microsc. Soc. Bd. 24. 1903.
30. Steuer, A. (s. p. 101 Nr. 10).
31. Volk, R. (s. p. 163 Nr. 69).
32. Zacharias, O. Original-Mikrophotogramme. Arch. f. Hydrobiol. Bd. 1. 1905.

4. Die statistische Planktonforschung und ihre Methoden.

Statistische Untersuchungen sind seit langer Zeit in der Naturwissenschaft üblich, nur waren sie zumeist methodisch recht wenig durchgebildet. Der Histologe, der zur Kontrolle irgendeines Befundes mehrere Präparate durchsieht, um sich von der Häufigkeit des Vorkommens der beobachteten histologischen Erscheinung zu überzeugen, treibt Statistik, ebenso der Florist oder Faunist, wenn er von der „Häufigkeit" oder „Seltenheit" einer Art spricht, oder der Systematiker, wenn er die Konstanz oder Variabilität irgendeines Merkmales untersuchen will und sich zu diesem Zwecke eine große Anzahl von Individuen der zu untersuchenden Art zu verschaffen trachtet.

In der Planktonforschung werden wir uns der statistischen Arbeitsmethode hauptsächlich in folgenden Fällen zu bedienen haben.

A) Zunächst dann, wenn es sich darum handelt, die Variationsgröße, die Art und den Verlauf der Variation bei gewissen polymorphen Planktonten in möglichst exakter Weise festzustellen und wenn möglich mit Hilfe dieser Variationsstatistik auch die Ursachen dieser Variabilität zu erforschen.

Die Erkenntnis von der Inkonstanz mancher Arten führt uns zu der Annahme, daß das einzig Reale, Existierende das Individuum sei. Wenn wir heute trotzdem noch von Arten sprechen, so geschieht dies nicht etwa deswegen, weil alle Individuen derselben (von Alters-, Geschlechts- usw. Unterschieden ganz abgesehen) einander vollkommen gleich sind, sondern weil die meisten in vielen Merkmalen einander ähnlich sind.

Es wird sich also zunächst darum handeln, diejenigen variablen Merkmale aufzusuchen, die sich durch Zählen oder Messen zahlenmäßig feststellen lassen; solche Merkmale sind z. B. die Längendurchmesser der Diatomeenschalen, die Stachelgröße der Rotatorienpanzer, die Zahl der Inzisuren am Mucro des Bosminenpanzers, die Richtung der drei Hörner von *Ceratium*, die sich durch Winkelmessungen feststellen läßt u. dgl. m.

Digitized by Google

Eine Hauptbedingung für variationsstatistische Untersuchungen ist weiters ein individuenreiches Material. So untersuchte z. B. Gran 247 Ceratien der Species *longipes* und *arcticum* (Fig. 241, 242), um ihre Artberechtigung statistisch festzustellen, derselbe Autor 2000 Copepoden-Individuen (*Calanus finmarchicus*, Fig. 37), Lauterborn 2000 Anuraeen. Daß dabei auf Alters- und Geschlechtsunterschiede, sowie auf die eventuellen Verschiedenheiten einzelner Rassen, Stämme, Lokalformen usw. besonders zu achten sein wird, ist selbstverständlich.

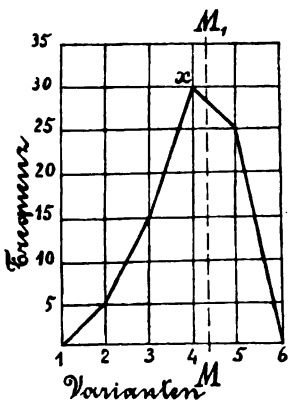


Fig. 83.
Graphische Darstellung einer Variationsreihe.
x—4 Modalvariante; $M_1 M$ die Schwerpunktsordinate des Variationspolygons.

Die verschiedenen Werte eines einzelnen Merkmales, welche die Betrachtung der gesamten vorliegenden Individuen einer Formenreihe ergab, werden Varianten genannt; man pflegt sie nach ihrem Zahlenwerte aufzuschreiben.

So mögen z. B. die Zahlen 1, 2, 3, 4, 5, 6 die Längen irgendeines in seiner Größe variierenden Planktonten angeben. Die darunter geschriebenen Frequenz- oder Häufigkeitszahlen geben an, wie oft die einzelnen Variantenzahlen bei der Untersuchung zur Beobachtung kamen, also:

Varianten: 1, 2, 3, 4, 5, 6,
Frequenz: 1, 5, 15, 30, 25, 1.

Das Ganze bezeichnet man als die Variationsreihe des betreffenden Merkmales, die sich auch graphisch darstellen läßt (Fig. 83).

Modalvariante ist die Variante der größten Frequenzzahl (bei *x*), MM_1 die Schwerpunktsordinate des Variationspolygons.

Der Durchschnittswert (Punkt M auf der Abszissenachse) $= \frac{\Sigma(V \cdot F)}{n}$, wobei n der Zahl der untersuchten Individuen entspricht.

Der Variabilitätsindex $= \sqrt{\frac{\Sigma(x^2 \cdot F)}{n}}$, wobei x die Abweichung jeder Variante vom Mittel bedeutet, ist der einfachste Ausdruck für die Variabilität einer Eigenschaft.

Dieser Variabilitätsindex einer Eigenschaft gibt den Grad der Wahrscheinlichkeit an, unter einer gegebenen Anzahl von Individuen individuelle Verschiedenheiten dieses Merkmals anzutreffen. Unter Zugrundelegung der Wahrscheinlichkeitsrechnung ist es nun möglich, theoretische Variationskurven aufzustellen.

Wir unterscheiden einfache (symmetrische oder asymmetrische) Kurven und Komplexkurven, die sich aus einer Zahl (im

Digitized by Google

einfachsten Falle aus zwei) einheitlichen Kurven zusammensetzen; diese deuten dann auf Polymorphismus oder direkt auf beginnende Rassen- oder Varietätenbildung hin.

Die verschiedenen Merkmale einer Formengruppe können entweder unabhängig oder abhängig voneinander variieren: wir sprechen dann von Korrelationen. Der verschiedene Grad der Korrelationsintensität läßt sich zahlenmäßig feststellen durch den sogenannten Korrelationskoeffizienten.

Mit diesen wenigen Bemerkungen soll nur auf die Wichtigkeit der variationsstatistischen Methode speziell für den Planktonforscher hingewiesen sein; einige Resultate ihrer Anwendung sollen in einem späteren Kapitel in anderem Zusammenhange besprochen werden.

B) Die Statistik wird uns in der Planktonkunde aber auch dann vorzügliche Dienste leisten, wenn es sich um die Lösung allgemeinbiologischer oder ethologischer Fragen handelt. Diese Planktonpopulationsstatistik, die quantitative Planktonforschung, ist geradezu in der ihr von ihrem Begründer, V. Hensen, gegebenen, methodischen Ausbildung mustergültig geworden für ähnliche statistische Untersuchungen an anderen Lebensgemeinschaften oder Biocoenosen; so wurden z. B. Aasfresser, blütenbesuchende Insekten, Ameisen und Spinnen von Dahl, der Vogelzug von Salvadori und mir nach solchen statistischen Methoden untersucht.

Daß die Statistik auf dem Wege der Planktonforschung in die moderne Biologie Eingang gefunden, beruht wohl auf der vorzüglichen Eignung gerade des Planktons für derartige Studien. Die Erkenntnis von der gleichmäßigen Verteilung des Planktons in einem ziemlich einheitlichen „Milieu", die Kleinheit der Objekte und nicht minder die große Bedeutung des Planktons im Stoffwechselkreislauf des Wassers nötigten gerade hier zu weiterem Ausbau der statistischen Methode.

Es ist kaum ein bloßes Spiel des Zufalls und jedenfalls sehr bezeichnend, daß wir, wie schon einleitend bemerkt wurde, die ersten genaueren Angaben über die Quantität des Haliplanktons einem Manne der Praxis, dem alten Walfänger Scoresby verdanken. Wie Vanhöffen von ihm berichtet, hatte Scoresby schon 1820 richtig erkannt, daß kleine Organismen, die er fälschlich Medusen nennt, die Trübung des Wassers bewirken. Er erwähnt gelbliche Kugeln von $^1/_{20}$ bis $^1/_{30}$ Zoll Durchmesser mit 12 deutlichen Flecken oder Nebelhaufen, in denen Vanhöffen Coscinodiscen mit ihren Chromatophoren zu erkennen glaubt, ferner faserige und haarförmige Körper

Digitized by Google

von $^1/_{10}$ Linie bis $^1/_{10}$ Zoll Länge, die als *Nitzschia-*, *Rhizosolenia-* und *Synedra*-Arten gedeutet werden müssen, und gegliederte Organismen, deren Glieder $^1/_{300}$ Zoll im Durchmesser breit waren und von denen einige der größeren feine, seitliche Fasern trugen; natürlich sind damit *Chaetoceros* und *Thalassiosira* gemeint. Als erster Planktonzähler nun berichtet Scoresby, daß die Zahl der „Medusen", die er gesehen, ungeheuer gewesen wäre. Die „Tiere" waren $^1/_4$ Zoll voneinander entfernt, also enthielt ein Kubikzoll Wasser 64 derselben, ein Kubikfuß 110 592, ein Kubikklafter 23 Millionen und eine englische Kubikmeile 23 Tausend Millionen. Doch läßt er es ungewiß, ob sie in den größten Tiefen noch vorkommen.

Die erste und nächstliegende, allein durchaus nicht einzige und wichtigste Frage der quantitativen Planktonforschung ist die nach der absoluten Menge des Planktons und seiner einzelnen Komponenten. Man glaubte früher, mit allgemeinen, ungefähren Schätzungen sein Auslangen finden zu können, aber erst kürzlich hat Apstein durch vergleichende Untersuchungen feststellen können, wie großen Täuschungen wir bei solchen ungefähren Schätzungen ausgesetzt sind. Außerdem können wir durch allgemein gehaltene Ausdrücke wie „wenig, spärlich, gemein, viel, sehr viel" unter keinen Bedingungen, auch wenn sie von uns konsequent angewendet sein sollten, einem zweiten eine halbwegs sichere Vorstellung von den da oder dort gefundenen Planktonmengen verschaffen.

Wir müssen also notwendig zu zahlenmäßiger Darstellung uns bequemen, müssen aber nicht außer acht lassen, daß die Zahlen gewöhnlich nur als Näherungswerte zu gelten haben und nur in den seltensten Fällen als wirklich absolut richtig zu betrachten sind.

Wir haben in einem der vorhergehenden Abschnitte die Apparate und Methoden der quantitativen Fischerei kennen gelernt, und es erübrigt nur noch, die weitere Auswertung des Fanges für die statistische Untersuchung der Hauptsache nach zu schildern. Es ist einleuchtend, daß bei diesen quantitativen Untersuchungen ein späterer Verlust auch nur eines Bruchteiles des einmal Gefischten möglichst hintanzuhalten ist. Während der Planktonexpedition wurde der Fang zunächst aus dem Eimer des großen Planktonnetzes in größere Glasgefäße übertragen und in diesen einer Durchmusterung unterzogen. Dabei wurden die größeren Planktonten sowie die früher erwähnten Schleimfetzen (zumeist aus Radiolarien bestehend), welche die übrigen Bestandteile des Planktons beim Konzentrieren des Fanges miteinander verklebt haben würden, mittels Glaspipetten herausgenommen und gesondert konserviert.

Digitized by Google

Das übrige wurde in den Hensenschen Filtrator gebracht[1]); derselbe besteht aus einem Rohr mit Gazefenstern und steht frei auf einer Glasplatte, auf welcher er durch einen Bügel und eine Überfallschraube festgehalten wird. Ein Trichter oben erleichtert das Eingießen. Nachdem der Fang mit Hilfe des Filtrators möglichst vom Wasser getrennt worden war, wurde er in der schon beschriebenen Weise zumeist in Pikrinsäure konserviert. Um nun Materialverlust bei der weiteren Behandlung (Auswaschen, Überführen in die Alkoholstufen) zu vermeiden, wird empfohlen, den Fang in eine Glaskugel überzuführen, die zwei mit Seidengaze verschließbare Öffnungen besitzt und mittels durchfließenden Wassers bzw. Alkohols die weitere Behandlung des Planktons vorzunehmen. Namentlich bei Arbeiten an Bord eines stark schlingernden Schiffes wird bei Benutzung der Glaskugeln ein Materialverlust leichter zu vermeiden sein als bei der Verwendung des Corischen Auftriebsiebes oder gar bei der sonst gebräuchlichen Methode des Dekantierens.

Die quantitative Auswertung des Fanges kann nun in folgender Weise erfolgen:

1. Volumbestimmung.

Die Gesamtmasse des gefangenen Planktons kann entweder im Meßzylinder durch Absetzenlassen gemessen oder auf der Wage gewogen werden.

a) Rohvolumen (Fang- oder Setzvolumen).

Durch 24stündiges Absetzenlassen des in einem Meßzylinder in Alkohol aufgeschwemmten Fanges und Ablesen des Volumens des Bodensatzes erhält man eine Maßzahl, welche allerdings nicht direkt das Volumen der Organismen angibt, da zwischen den einzelnen aufeinanderliegenden Planktonten ziemlich beträchtliche Lücken bleiben. Bei der Verschiedenartigkeit der Planktonzusammensetzung sowie bei dem Umstande, daß bei verschmutztem Wasser oft ganz erhebliche Mengen von Fremdkörpern zugleich mitgefischt werden, wird man daher aus dem Rohvolumen nicht ohne weiters auf das wirkliche Volumen schließen dürfen; immerhin kommt diesen Rohvolumenbestimmungen doch wenigstens ein gewisser relativer Wert zu, insofern ein großes Volumen im Meeresplankton auf ein Überwiegen der Diatomeen (die sich wegen ihres meist sperrigen Baues nur locker absetzen), ein kleines auf deren geringe Anzahl schließen läßt und, wie wir später hören werden, beim Süßwasserplankton nach Walter

1) Beim mittleren und kleinen Planktonnetz dient der Netzeimer zugleich als Filtrator.

Digitized by Google

meist schon nach der Rohvolumenbestimmung der Nährwert eines Fischwassers (speziell Karpfenteiches) annähernd richtig bestimmt werden kann.

Die angegebene Dauer des Absetzenlassens ist mehr konventionell; doch hat sich gezeigt, daß in der Mehrzahl der Fälle nach 24 Stunden der Planktonbodensatz im Meßzylinder nicht mehr erheblich dichter, bzw. das Rohvolumen kleiner wird, wie aus folgenden, von Hensen ausgeführten Volumenbestimmungen eines Haliplanktonfanges vom März 1884 hervorgeht:

nach dem Absetzen	ccm	2,875	4,25	3,15	3,75	5,80
nach 24 Stunden	„	2,675	3,825	2,70	3,10	5,25
nach 48 „	„	2,55	3,70	2,65	3,05	5,15.

Da durch Erschütterungen das Plankton aber noch wochenlang sich dichter absetzt, ist es nötig, daß der Fang im Meßglase an einem vollkommen ruhigen Ort steht. Das ist freilich nur an Land möglich; will man schon an Bord das Rohvolumen bestimmen, so wird man doch mit Krämer, Dolley u. a. zum jedesmaligen, gleichmäßigen und gleichlangen Zentrifugieren des Planktons greifen müssen.

b) Dichtes Volumen.

Bei makroskopischen Planktonten werden wir mit Vorteil die Volumbestimmung durch Verdrängung vornehmen müssen. Die Tiere oder Pflanzen werden in einen Meßzylinder mit Flüssigkeit gegeben und die Zunahme des Volumens nach dem Eintauchen kann an der Skala abgelesen werden. „Man erhält dadurch das Volumen der wirklichen Organismen vermehrt um das Volumen der kapillar oder oberflächlich anhaftenden Flüssigkeit“ (Schütt).

Mitunter ist es indessen wünschenswert, auch von den kleinen und kleinsten Planktonten das Volumen kennen zu lernen. Viele Formen, deren Gestalt sich auf Kugel-, Kegel-, Zylinderformen oder eine Zusammensetzung solcher leicht berechenbarer Gestalten zurückführen lassen, können direkt ihrem Volumen nach berechnet werden. Da es auf genaue Werte, schon wegen der nicht unerheblichen individuellen Größenschwankungen, aber auch weil die Differenzen zwischen den kleinsten und größten Planktonformen so außerordentlich große sind, nicht ankommt, kann man auch Grenzwerte feststellen, zwischen denen die wirkliche Masse liegen muß, und so einen möglichst wahrscheinlichen Wert bestimmen. Zur Volumbestimmung komplizierter gestalteter Planktonten stellte sich Lohmann in entsprechender Vergrößerung Modelle der betreffenden Organismen aus Plastilin her. „Diese Modelle werden dann in einfachster Weise zur Volumbestimmung

Digitized by Google

benutzt, indem zunächst durch Wasserverdrängung das Volumen des Modelles und aus diesem durch Rechnung (Division durch den Kubus der Linearvergrößerung) die Masse des Originales gefunden wird."

Diese Volumbestimmung läßt sich auffassen als ein Versuch, die das Plankton bildenden Organismen ihrer lebenden Masse nach zu ordnen. Wir beginnen da mit den kleinsten Planktonten, den Bakterien, für die Fischer ein Durchschnittsvolumen von 1 cbμ berechnet hat. Ihnen kommen in der Ostsee nach Lohmanns Untersuchungen am nächsten eine kleine Monadine, die in einem zierlichen gelben Gehäuse im Wasser herumschwimmt und deren Zelleib nur 10 cbμ mißt *(Calycomonas gracilis)*, sowie eine *Thalassiosira*-Art *(nana)* von 30 cbμ Masse. Erheblich größer ist die kleinste Peridinee *(Amphidinium rotundatum)* von 300 cbμ Volumen; von den übrigen Protophyten nimmt eine Coccolithophoride *(Pontosphaera huxleyi)* die niedrigste Stufe mit 100 cbμ Masse ein. Die Mehrzahl der Protisten bewegt sich zwischen den Werten von 1000 und 200 000 cbμ Volumen.

Die Gewebstiere überschreiten im Ostseeplankton ausnahmslos das Volumen von 100000 cbμ und nähern sich bereits in den kleineren Formen 1000000 cbμ, ein Volumen, das von den größeren ganz erheblich überschritten wird und bei *Centropages* z. B. 46000000 erreicht.

c) Absolutes Volumen.

Absolutes Volumen nennt Schütt das Volumen der Trockensubstanz; dieses würde allerdings das vollkommenste Bild von der Totalmasse einzelner Planktonfänge geben; da aber diese Methode eine Zerstörung des Fanges bedingt, wird sie nur in beschränktem Maße Verwendung finden können, nämlich nur dann, wenn es sich, wie gewöhnlich im Süßwasser, nicht um zu kostbares Material handelt oder im Meere bei Fängen aus geringer Tiefe, wo dann ohne größeren Zeitverlust Doppelfänge ausgeführt werden können.

2. Gewichtsbestimmung.

Mit derselben Schwierigkeit haben wir bei der Gewichtsbestimmung des Planktons zu rechnen, die zudem nur dann mit Erfolg anzuwenden ist, wenn größere Planktonquantitäten zur Verfügung stehen. Zur Wägung muß das Plankton vorher getrocknet werden. Bei der Gewichtsbestimmung marinen Planktons macht der Salzgehalt Schwierigkeiten; beim Auswaschen mit destilliertem Wasser wäscht man nämlich auch den Salzgehalt der Zelle fort und verliert außerdem organische Substanz. Dieser Übelstand macht sich weiter auch bemerkbar bei der

Digitized by Google

3. chemischen Analyse.

Wenn das Plankton nicht in frischem Zustande chemisch untersucht werden kann, empfiehlt Brandt Konservierung desselben in 70% Alkohol; allerdings werden dabei 22—50% der gesamten Trockensubstanz von dem wässerigen Alkohol extrahiert.

Das bei 100° getrocknete Plankton wird gewogen, hierauf verbrannt und sodann die Asche gewogen. Die Gewichtsdifferenz der Trockensubstanz und der Asche ergibt den Gehalt an organischer Substanz. Der Kieselsäuregehalt läßt sich durch Behandlung der Asche mit Wasser und Säuren feststellen, die Menge der eiweißartigen Körper durch Bestimmung des Stickstoffes berechnen, die Menge der Fette durch Ätherextraktion.

4. Zählung.

Die Bestimmung körperlicher Teile in Flüssigkeiten mit Hilfe der Zählung ist ein seit den Zählungen von Blutkörperchen wissenschaftlich durchaus anerkanntes Verfahren (Hensen). Auch in der Bakteriologie wird durch die Zählung der Wucherungszentren, die bei dem Ausgießen einer gemessenen Flüssigkeitsmenge auf geeignetem Nährboden entstehen, ein messendes Verfahren mit bestem Erfolg angewendet. Man verfährt im Prinzip beim Planktonzählen genau so wie bei gewissen chemischen Analysen von Mineralwässern, Mineralien, Organen, Nahrungsmitteln und Pflanzensamen (an Samenkontrollstationen) und ähnlichem: man entnimmt dem genau gemischten Gemenge eine Quote, die analysiert bzw. gezählt und dann auf das Ganze verrechnet wird.

Über den Wert der Zählmethode ist viel gestritten worden. Der Standpunkt der Gegner und Anhänger der Zählmethode soll durch die beiden folgenden Zitate beleuchtet werden. Haeckel schreibt (1891): „Die allein durchführbare Methode der Ertragsbestimmungen ist in der Planktologie ebenso wie in der Ökonomie die Bestimmung der nutzbaren Substanz nach Maß und Gewicht und die folgende chemische Analyse. In der Tat ist sowohl die Bestimmung des Planktonvolumens als des Gewichtes, ebenso wie die qualitative und quantitative chemische Analyse des Planktons — bis zu einem gewissen Grade — möglich; die Schwierigkeiten derselben sind geringer als Hensen angibt. Es erscheint sonderbar, daß der letztere diesen beiden einfachsten Methoden nicht einmal eine Seite seiner umfangreichen Abhandlung widmet, sondern sie kurzweg verwirft und an ihre Stelle die ganz nutzlose »Zählung der Individuen« setzt, eine jahrelange Danaidenarbeit."

Digitized by Google

Ein Jahr später schreibt Schütt über die Zählmethode: „Das ganze Verfahren kann ein Muster genannt werden dafür, wie eine Aufgabe, die ein der physiologischen Experimentierkunst nicht Kundiger für eine Danaidenarbeit zu halten geneigt ist, mit Hilfe exakter Fragestellung, sinnreicher Apparate und gewissenhafter Handhabung leicht und glatt gelöst wird.“ Nicht das Maß der damit verbundenen Mühen, sondern der zu erwartende wissenschaftliche Erfolg muß für den Naturforscher bei der Inangriffnahme einer Untersuchung ausschlaggebend sein. Ob die Resultate der Zählmethode die Mühe des Zählens gelohnt, wird der Leser am besten selbst beurteilen können, denn wir werden im folgenden wiederholt genötigt sein, auf die sowohl in der Limno- wie in der Haliplanktologie mit Hilfe dieser quantitativen Methode erzielten Ergebnisse hinzuweisen.

Der Vorgang des Zählens nun ist, in kurzem geschildert, dieser: Das Plankton wird aus der Konservierungsflüssigkeit in so viel Wasser übergeführt, daß sich die Masse darin gut durcheinanderschütteln läßt, das Plankton dadurch ziemlich gleichmäßig im Wasser verteilt erscheint.[1])

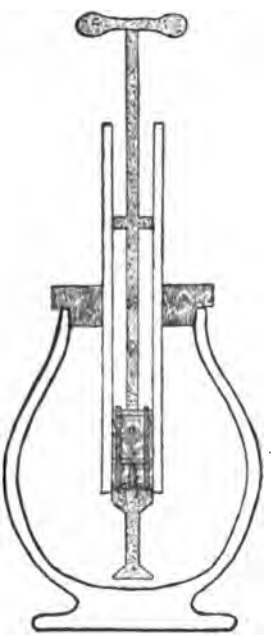


Fig. 84. Stempelpipette. (Klischee Zwickert.)

Aus dem in dieser Weise gleichmäßig mit Plankton erfüllten Wasser wird nun mit Hilfe der Hensenschen Stempelpipette (Fig. 84) ein bestimmtes Volumen herausgehoben. Die Stempelpipette besteht aus einem dicken, unten eben geschliffenen Glasrohr, in dem sich ein Stempel bewegt, der an seinem Ende einen genau in die Glasröhre passenden Metallzylinder trägt. Aus diesem ist so viel Metall ausgeschliffen, daß beim Aufziehen des Stempels zwischen Rohr und Zylinder ein bestimmtes Volumen Wasser (+ Plankton) aufgenommen werden kann, z. B. 1 ccm. Doch kann nach meinen Erfahrungen dann, wenn nur ganz kleine Planktonten vorhanden sind, auch eine gewöhnliche graduierte Glaspipette mit entsprechend großer Mündung zur Entnahme der Probe verwendet werden. Diese Planktonprobe wird nun auf der Glasplatte des Objekttisches eines Zählmikroskopes (Fig. 85) entleert.

1) Zur Erzielung einer möglichst gleichmäßigen Verteilung versetzt Volk die Planktonprobe mit dem sog. Präparierschleim, einem Gemisch von Salep-Infusion mit Quittenschleim, etwas Zucker und Alkohol und etwa 4 % Formalin.

Digitized by Google

Der genau horizontal gestellte Objekttisch des Zählmikroskopes ist nämlich so groß, daß er Glasplatten von $11^1/_2 \times 10$ cm fassen kann, und wird durch 2 Schrauben von vorn nach hinten und in seitlicher Richtung bewegt.

Fig. 85. Zählmikroskop. (Klischee Zwickert.)

Auf die Glasplatte sind feine Linien eingeritzt mit 0,5, 1, 2,5 und 5 mm Spatium.

Statt des kostspieligen Zählmikroskops kann für die quantitative Analyse auch der ebenfalls von Zwickert (Kiel) verfertigte Zähltisch benutzt werden, der auf jedes Mikroskop aufgeschraubt werden kann (Lohmann).

Beim Zählen wird nun mit Hilfe der oben erwähnten Schrauben die Platte mit dem darauf ausgebreiteten Fang nach und nach durch das Gesichtsfeld geführt, wobei die Parallellinien der Platte als Führung dienen, damit kein Teil des Fanges übersehen werden kann, und die im Gesichtsfeld erscheinenden Planktonten werden der Reihe nach gezählt.[1])

Die anzuwendende Vergrößerung richtet sich natürlich zunächst nach der Größe der Objekte; Hensen empfiehlt 200 und 20fache Vergrößerung. Die allerkleinsten Planktonten zählte Lohmann lebend unter dem Deckglase bei 250—500facher Vergrößerung. „Enthält

1) Es ist vorteilhaft, als Okular ein Okularmikrometer zu verwenden, dessen Messeinlage durch eine Blecheinlage mit quadratischem Ausschnitt ersetzt ist (Rafter).

Digitized by Google

das Wasser viel Flagellaten und Ciliaten, so ist eine Zählung der lebhaft hin und her schwimmenden Organismen natürlich sehr erschwert oder sogar ganz unmöglich. Man braucht aber nur das Deckglas, bevor man es auf den Tropfen legt, kurze Zeit über Osmiumdämpfe zu halten, um eine Betäubung dieser Organismen herbeizuführen, so daß die Bewegungen ganz langsam werden oder aufhören."

Die Zählung selbst geschieht mit Hilfe eines Setzerkastens, der mindestens so viel Fächer enthalten muß, als Spezies im Fange vorhanden sind; jeder Spezies entspricht ein mit dem betreffenden Namen versehenes Fach im Setzerkasten. Für jeden im Gesichtsfeld auftauchenden Organismus wird nun in das ihm entsprechende Fach eine Zählmarke (Bohne, Erbse oder besser Linse) gelegt. So kann man leicht eine Platte, auf der sich bis zu 50 verschiedene Arten durcheinandergemengt finden, auszählen.

Sind nur wenige Spezies vorhanden oder interessieren aus dem Fang nur einige wenige für spezielle Fragen, so genügt es, während des Zählens die jeweilige Zahl der gefundenen Individuen etwa durch die gleiche Zahl Punkte oder Striche auf einer neben dem Mikroskop liegenden Zähltabelle anzumerken.

Für die Zählung selbst gibt Hensen als Regel an, daß man suchen sollte, von den zahlreichsten der zu zählenden Objekte nicht weniger wie 1000 und nicht mehr wie 3000 auf die Zählplatte zu bringen.

Weniger lohnt kaum der Mühe, mehr erschwert die Zählung sehr bedeutend und wird ermüdend. Die normale Hensensche Zählplatte vermag 4 ccm Flüssigkeit aufzunehmen, und wenn sie genau horizontal liegt, ist eine Verschiebung der Teile beim Zählen nicht zu fürchten. Als Regel kann weiters festgestellt werden, daß mindestens die gezählte Summe der Individuen gleich sein sollte der Quadratwurzel aus der in dem Fang vorhandenen Summe.

Nicht unerhebliche Schwierigkeiten verursacht das Zählen bei Verkettungen von Formen, z. B. Oscillarien. In diesen Fällen zählt Hensen die ganzen Fäden und bestimmt dann die mittlere Zahl der Zellen in einer Anzahl von Ketten. Da indessen durch langes Schütteln die Ketten leicht zerbrechen, wäre doch eine Detailzählung der einzelnen Zellen zu bevorzugen. Leere Gehäuse, z. B. von Tintinnen, sollen mitgezählt werden. Die Zählung der kleineren Diatomeen muß auf trockener Platte gemacht werden, sonst würden bei 200facher Vergrößerung viele übersehen werden. Es wird zu diesem Zwecke ein bestimmtes Volumen Flüssigkeit (mit dem suspendierten Plankton) auf eine Platte gebracht und diese der Wärme ausgesetzt, damit die

Digitized by Google

Flüssigkeit verdunstet. Es sind dann die Diatomeen auf der Platte in einer Ebene ausgebreitet und können nicht so leicht übersehen werden. Aber auch die meisten der übrigen Formen lassen sich noch gut auf solchen Trockenplatten unterscheiden.

Hat man von einigen Spezies die genügende Anzahl gezählt, so scheiden diese aus; das erleichtert wesentlich die weitere Arbeit. Ist man mit der Zählung fertig, und ist das Resultat derselben sorgfältig in einem Protokoll verzeichnet, so hat man noch durch eine einfache Multiplikation aus dem wirklich durchgezählten Bruchteil des Fanges die Gesamtzahl aller gefangenen Individuen zu berechnen. Endlich hat man noch unter Berücksichtigung des früher erwähnten Filtrationskoeffizienten die gefundenen Zahlen auf 1 qm Oberfläche der durchfischten Wassersäule umzurechnen. Diese Umrechnung hat natürlich auch bei der Bestimmung des Rohvolumens zu erfolgen und erleichtert den Vergleich der einzelnen Fänge. Andere Planktologen haben vorgeschlagen, nicht die unter 1 qm Oberfläche befindliche Planktonmenge zu berechnen, sondern die in 1 cbm Wasser suspendierte. So berechnet z. B. Krämer seine Küstenfänge von Samoa nach folgender Formel:

$$\left.\begin{array}{l}\text{Zahl der Fänge } (n) = 1\\ \text{zentrifugierte Menge } (c) = 0{,}2 \text{ ccm}\\ \text{Tiefe des Fanges } (t) = 10 \text{ m}\\ \text{Öffnungsfläche } {}^1/_{75} \text{ qm } (O) = 75\end{array}\right\} \frac{c \cdot o}{n \cdot t} = \frac{0{,}2 \cdot 75}{1 \cdot 10} = 1{,}5 \text{ ccm}.$$

Wir nennen den Ertrag die unter 1 qm Wasseroberfläche schwebende Planktonmenge, Einheitsmenge dagegen die in 1 cbm Wasser enthaltene Planktonmenge, beide Mengen ausgedrückt in ccm.

Schmidle gibt zur Berechnung der Einheitsmenge die Formel an: $E = \frac{10\,000\, m}{r^2 \pi\, h}$, zur Berechnung des Ertrages die Formel: $E_1 = \frac{10\,000}{r^2 \pi} 100\, m$, wobei m gleich der im Standglas gemessenen Planktonmenge ist (in ccm), r der Radius der Netzöffnung (in cm), h die Länge der durchfahrenen Strecke (in m). Vernachlässigt ist dabei der Filtrationskoeffizient des Netzes.

Sind nun die mindestens ein Jahr hindurch in tunlichst kleinen Zeitintervallen (wöchentlich) gemachten Planktonfänge in der oben kurz erläuterten Weise durchgezählt, so ist es möglich, durch entsprechende Eintragungen der gewonnenen Zahlen in ein Ordinatensystem Jahreskurven zu konstruieren, die ein übersichtliches Bild von der Planktonentwicklung im Laufe eines Jahres geben sollen. Dabei stellt sich aber gewöhnlich die Schwierigkeit heraus, daß die

Digitized by Google

Dichtigkeit der Bevölkerung des Wassers durch die einzelnen Arten sich nach den bisher üblichen Methoden nicht in einem einheitlichen Maßstabe darstellen läßt, weil die Extreme der Bevölkerungsdichte zu weit auseinanderliegen. Bei Kurven, deren Ordinaten die Dichte in einfach linearer Anordnung der Werte wiedergeben, müssen daher für verschiedene Arten oft ungleiche Maßstäbe benutzt werden. Dadurch

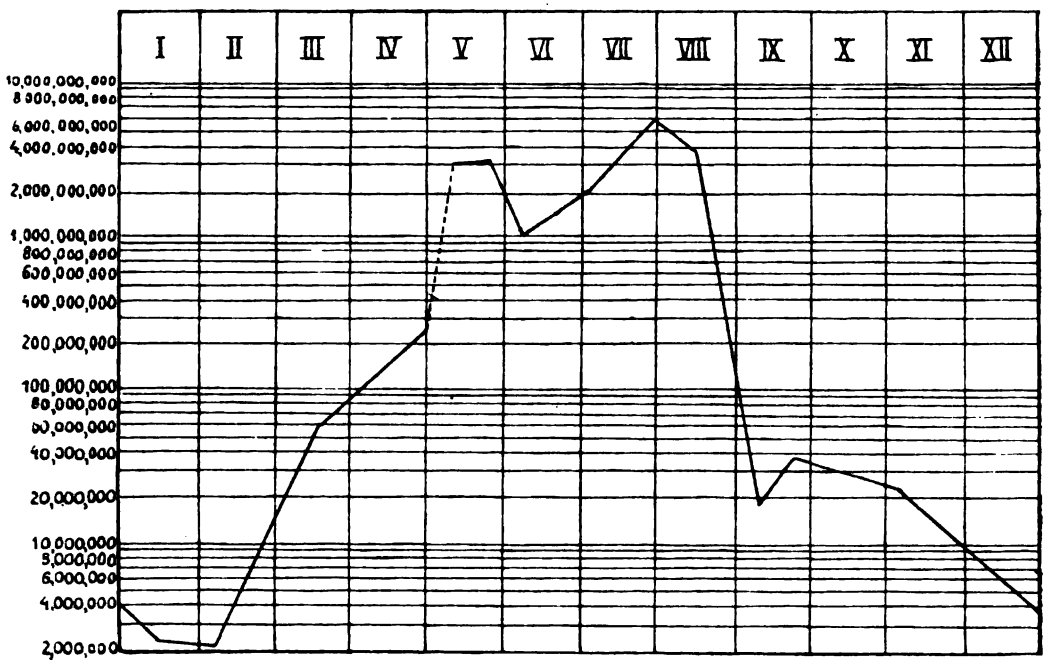


Fig. 86. Logarithm.-Kurve für die Diatomeen (6 spec.) des großen Plöner Sees. (Nach Scourfield.)

aber werden die Kurven verschiedener Arten untereinander unvergleichbar, weil mit dem Maßstabe nicht nur die Höhe, sondern in erheblichem Grade auch die Form der Kurve sich ändert.

Weiter macht das oft in wenig Tagen stattfindende Anwachsen der Volksstärke einer Art von wenigen Exemplaren zu vielen Millionen das Kurvenzeichnen nach der üblichen Methode unmöglich. Scourfield schlug daher schon vor Jahren vor, die Kurven in diesen Fällen auf „logarithmisch liniiertem Papier" zu zeichnen, auf dem die Abschnitte auf der Ordinate den Logarithmus der Individuenzahlen und nicht die Individuenzahlen selbst vorstellen (Fig. 86).

Lohmann versuchte die angedeuteten Schwierigkeiten durch Zeichnung sogenannter Kugelkurven zu überwinden.

Digitized by Google

Die Kugel hat vor allen übrigen Körpern bei kleinster Ausdehnung in linearer Richtung den größten Inhalt; „es umschloß also, wenn ich jedes Individuum der darzustellenden Art als mathematischen Punkt betrachtete und alle Individuen einer Volksdichte in gleichen Abständen innerhalb einer Kugel verteilt dachte, die Kugel eine viel größere Zahl von Individuen, als bei annähernd gleicher linearer Ausdehnung irgendein anderer Körper vermocht hätte." Ja es ist, wenn die Kugel als Kurvenelement genommen wird, gar nicht nötig, die Kugel selbst zu zeichen, sondern es genügt völlig, ohne der Klarheit der Darstellung Eintrag zu tun, wenn die Durchmesser gegeben sind und als Ordinaten eingezeichnet werden. Weiters kann die Abszissenachse als Äquatorebene sämtlicher Kugeln angenommen werden; der Schnittpunkt der Ordinate und Abszisse gibt dann den Mittelpunkt jeder einzelnen Kugel an, und die Kurve ist in gleicher Weise verständlich, ob man nun nur den oberhalb der Äquatorebene (Abszissenlinie) liegenden Teil zeichnet oder beide Hälften ausführt.

Literatur.

1. Amberg, O. Die von Schröter-Amberg-modifizierte Sedgwick-Raftersche Methode der Planktonzählung. Biol. Cbl. Bd. 20. 1900.
2. Apstein, C. (s. p. 7 Nr. 1).
3. Apstein, C. Die Schätzungsmethode in der Planktonforschung. Wiss. Meeresunters. N. F. Kiel. Bd. 8. 1905.
4. Brandt, C. Beitr. z. K. d. chem. Zusammensetzung d. Planktons. Wiss. Meeresunters. N. F. Kiel. Bd. 3. 1898.
5. Davenport, C. B. Statistical methods, with especial reference to biological variation. New-York and London 1899.
6. Dolley, C. S. (s. p. 161 Nr. 24).
7. Duncker, G. Die Methode der Variationsstatistik. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 8. 1899.
8. Duncker, G. Wesen und Ergebnisse der variationsstatistischen Methode in der Zoologie. Verh. d. deutsch. zool. Ges. 9. Vers. 1899.
9. Gran, H. H. (s. p. 71 Nr. 21).
10. Haeckel, E. (s. p. 120 Nr. 23).
11. Hensen, V. (s. p. 47 Nr. 18).
12. Hensen, V. (s. p. 162 Nr. 37).
13. Hensen, V. Die Plankton-Expedition u. Haeckels Darwinismus. Kiel u. Leipzig, Lipsius u. Tischer, 1891.
14. Krämer, A. Die Messung d. Planktons mittels d. Zentrifuge u. die damit erreichten Resultate in der Südsee u. in den heimischen Gewässern. Verh. Ges. deutsch. Naturf. u. Ärzte. 68. Vers. Frankfurt a. M. 2. Teil. 189⁻.
15. Lauterborn, R. Vorl. Mitt. ü. d. Variationskreis von Anuraea cochlearis. Zoolog. Anz. Bd. 21. 1898.
16. Lohmann, H. (s. p. 162 Nr. 53).
17. Rafter, G. W. Biological examination of potable water. Proc. of Rochester Acad. of Sc. N.-Y. 1894.

Digitized by Google

18. Schmidle, W. Das Chloro- u. Cyanophyc.-Plankton d. Nyassa u. einiger anderer innerafrik. Seen. Botan. Jahrb. Bd. 33. 1904.
19. Schütt, F. (s. p. 8 Nr. 22).
20. Scoresby, W. Über d. Farbe d. grönländischen Meeres. Journ. f. Chemie u. Physik. Bd. 30. 1820.
21. Scourfield, D. J. The logarithmic plotting of certain biological data. Journ. Quekett microsc. club. S. 2. Bd. 6. Nr. 41. 1897.
22. Vanhöffen, E. Die Fauna u. Flora Grönlands. Drygalskis Grönland-Expedition. 2. Bd. Berlin 1897.
23. Volk, R. (s. p. 163 Nr. 69).
24. Walter, E. Über eine praktisch verwertbare Methode z. quant. Bestimmung des Teichplanktons. Plöner Forschungsberichte. Bd. 3. 1895.

Digitized by Google

Kapitel IV.

Anpassungserscheinungen des Planktons.

1. Schwebvermögen.

Wenn wir eingangs das Plankton als eine spezielle Lebensgemeinschaft des Hydrobios kennen lernten, wollen wir nun, nachdem wir uns über die Eigenschaften seines Milieus orientiert haben, feststellen, ob und in welcher Weise sich die Planktonwesen diesem Milieu angepaßt haben.

Als wichtigste und augenfälligste Anpassungserscheinung des Planktons haben wir seine Schwebfähigkeit zu bezeichnen.

Sämtliche Planktonten lassen sich diesbezüglich ungezwungen in folgende drei Kategorien einordnen. Wir unterscheiden

1. solche, die spezifisch leichter als das Wasser sind und demnach wenigstens teilweise aus demselben hervorragen: bekannte Beispiele dafür aus dem Haliplankton sind die *Velella*, die Segelqualle „Vor dem Winde“ (Fig. 45, S. 105), sowie *Physalia*, das portugiesische Kriegsschiff (Fig. 48, S. 117).

2. Der größte Teil des Planktons hat ein gleiches oder annähernd gleiches spezifisches Gewicht wie das umgebende Wasser.

3. Die spezifisch schwereren Planktonten endlich können sich nur durch besondere Einrichtungen, durch aktive Bewegungen u. dgl. im Wasser schwebend erhalten. Sie besitzen auch zumeist, namentlich soweit es sich um Zooplanktonten handelt, im Gegensatz zu den Vertretern der beiden vorerwähnten Kategorien die Fähigkeit selbständiger Seitwärtsbewegung.

Nur wenige Planktonten sind imstande, sich aus dem Wasser emporzuschnellen, so Copepoden aus der Familie der Pontelliden (die Gattungen *Pontella*, *Anomalocera* [Farbentafel Fig. 4] und *Pontellopsis*). Mrázek vermutet, daß auch anderen Crustaceen (Schizopoden?) eine Art „Flugvermögen“ zukommt. Ein bekanntes Beispiel aus dem Nekton sind die fliegenden Fische. Doch scheinen nach den Angaben Brandts, die mit meinen Beobachtungen übereinstimmen, die Jungfische der Exocoeten — und nur diese gehören ja zum Plankton — noch nicht imstande zu sein, aus dem Wasser herauszuspringen, sondern sie schwirren „wie große Fliegen, die ins Wasser gefallen sind“, mit eingetauchtem Schwanze an der Oberfläche dahin.

Digitized by Google

Treibend am Wasserspiegel erhalten sich die Tange der Sargassosee und die Zosteren, mit ihnen auch die ihnen eigene Tierwelt. Die Meerwanze, *Halobates* (Fig. 87), die wir wohl auch hier noch anführen dürfen, vermag, wie ihre Verwandten im Süßwasser, trockenen Fußes über die Wasserfläche dahinzueilen.

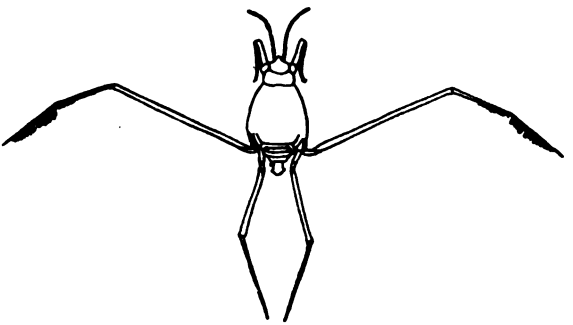


Fig. 87. *Halobates micans Esch.* ♂. (Nach Dahl.)

Einigen echten Planktonten aber kann das Emportauchen aus dem Wasser verderblich werden. Die Eigentümlichkeit der Cuticula mancher Entomostraken nämlich (*Bosmina, Evadne* [Fig. 88], *Podon* u. a.), das Wasser abzustoßen, macht es den genannten Tierchen unmöglich, wieder unter das Wasser zu tauchen, und man sieht sie oft in großen Mengen scheinbar hilflos am Oberflächenhäutchen des Wassers treiben. Nach Ostroumoff sollen sich indessen einige der erwähnten Cladoceren auf dem Wasserspiegel „mit Hilfe der Luft, welche die abgeworfenen Hüllen anhält, häuten". Sicher ist jedenfalls, daß zwei Süßwasserkrebschen, die Cladocere *Scapholeberis* (Fig. 89) und ein Ostracode, *Notodromas*, sich ohne Schaden, am Oberflächenhäutchen hängend, treiben lassen. „Planktonische" Hydren pflegen mittels eines Schleimfadens am Wasserspiegel zu hängen (Scourfield). Auch eine marine Schnecke, *Janthina* (Farbentafel Fig. 2), vermag mittels eines selbstverfertigten schaumigen Floßes an der Wasseroberfläche zu schweben. Als in umgekehrter Lage am

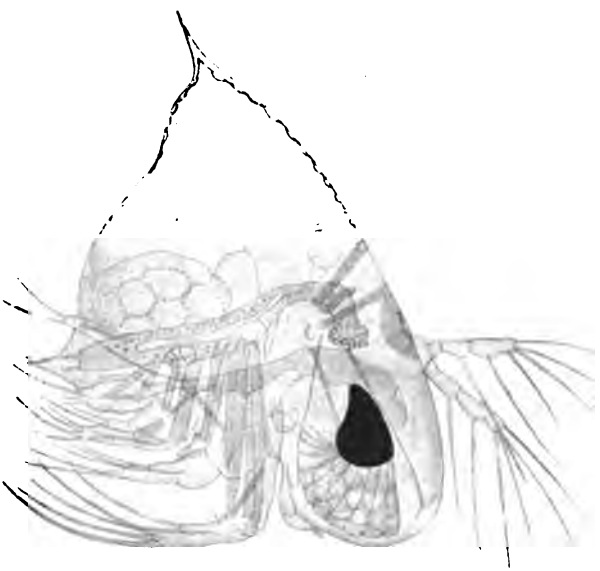


Fig. 88. *Evadne spinifera P. E. Müller.* (Nach Claus.)

Digitized by Google

Wasserspiegel haftend werden von Bergh noch folgende tycho- oder hemipelagische Gymnobranchier namhaft gemacht: Arten von *Fiona* und *Spurilla*, *Melibe*, *Lomanotus*, *Dendronotus*, *Bornella*, *Hexabranchus*, *Doriopsis* (=*Doridopsis*) und *Plocamopherus*.

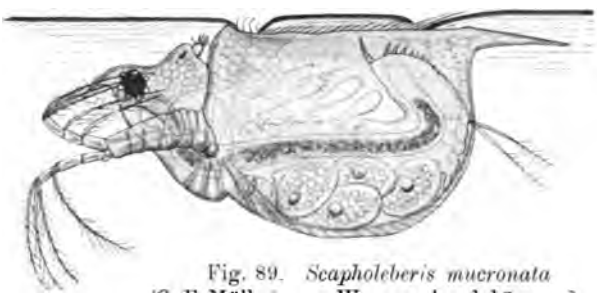


Fig. 89. *Scapholeberis mucronata* (O. F. Müller), am Wasserspiegel hängend. (Nach einer Skizze von Scourfield.)

Höchst mannigfacher Art sind die Mittel zur Herabsetzung des spezifischen Gewichtes. Erhöhung der Schwebfähigkeit kann erreicht werden:

1. durch Absonderung von Schleim und Ausbildung von Gallertsubstanz, durch wässerige Aufquellung vieler oder aller Gewebe;
2. durch Vacuolenbildung;
3. durch Ansammlung spezifisch leichterer Stoffwechselprodukte; dies geschieht
   a) durch Ausscheidung von Gas in Hohlräume des Körpers oder besondere Behälter;
   b) durch reichliche Bildung von Fett und Öl; daraus ergibt sich zugleich die Abhängigkeit der Schwebfähigkeit vom Verlaufe des Stoffwechsels;
4. durch bedeutende Oberflächenvergrößerung und damit Erhöhung des Reibungswiderstandes. Dies kann erreicht werden:

Fig. 90. *Antelminellia gigas* (*Cast.*) *Schütt.* (Nach Schütt.)

   a) durch Vergrößerung der Gesamtoberfläche (Trommeltypus nach Schröter). Ein Extrem in dieser Richtung stellt der Diatomeen-Goliath *Antelminellia gigas* dar (Fig. 90);
   b) durch Scheibenbildungen (Discoplankton Ostenfelds). Beispiele dazu wären die Coscinodiscen (Fig. 91) unter den Diatomeen, die Discoideen unter den Radiolarien, *Porpita* unter den Röhrenquallen;

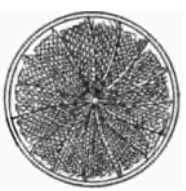


Fig. 91. *Coscinodiscus curvatulus Grun.* Schalenansicht. (Nach Schmidt aus Gran.)

   c) durch Streckung des Körpers in einer Richtung und Ausbildung der Stabform. Wir erinnern an *Synedra* (Fig. 92) unter den Diatomeen, *Sagitta* unter den Würmern (s. Fig. 152), und den Krebs *Lucifer*.

Digitized by Google

Fig. 92. *Synedra delicatissima Sm.* (Nach Kirchner.)

d) durch Ausbildung regelrechter Schwebeapparate. Dahin gehören die langbestachelten *Chaetoceras*-Arten (Fig. 93) (*Chaetoplankton* Ostenfelds), die fallschirmartigen Gebilde einiger Flagellaten, die mannigfaltigen Stacheln und Borsten der Crustaceen, die Schwimmglocken der Siphonophoren;

e) auch durch Kolonien- („Froschlaichtypus"), Bänder-, Netz- und Kettenbildungen kann eine Vergrößerung der Oberfläche erzielt werden. Kettenbildende

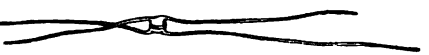


Fig. 93. *Chaetoceras danicum Cleve* (= *boreale Schütt.*) (Nach Schütt.)

Diatomeen, Ceratien, kolonienbildende Radiolarien sowie die oft meterlangen Salpenketten wären als Beispiele zu nennen.

Nach diesen einleitenden Bemerkungen wollen wir nun die Hauptgruppen des Planktons von diesem Gesichtspunkte aus betrachten.

Wir beginnen mit den **Phytoplanktonten**, denen ja, da sie fast ohne Ausnahme an den Lichtgenuß gebunden sind, ein Schweben in den oberen Wasserschichten von ganz besonderem Werte sein muß.

Es mag gleich erwähnt sein, daß wir die ausgesprochensten Schwebevorrichtungen hauptsächlich bei marinen, speziell bei Hochseephytoplanktonten antreffen. Einige Botaniker, wie Schmidle, sehen in den mancherlei Mitteln zur Erhöhung der Schwebfähigkeit der Planktonalgen des Süßwassers keine „Anpassung solcher Formen an eine schwebende Lebensweise", sondern nur Vorrichtungen, welche „zur Erhaltung und Verbreitung der Art" beitragen. Es werden sogar die Schwebevorrichtungen der in Rede stehenden Planktonten auf dieselbe Linie mit den vielfach gestalteten Aussäevorrichtungen der Phanerogamen, z. B. der Achänen der Kompositen gestellt, „von denen niemand sagen wird, dieselben hätten sich dem Luftleben angepaßt". Dabei wird aber, wie Schröder richtig bemerkt, übersehen, daß das Schweben derselben im Luftmeer doch weit kürzere Zeit dauert als das planktonische Leben der Süßwasseralgen.

Für die echt planktonischen Schizomyceten scheint mit nicht vielen Ausnahmen das Vorhandensein von Geißeln charakteristisch zu

Digitized by Google

sein, und bei den planktonischen „Halibakterien“ im speziellen hält Fischer die schraubige Gestalt für eine Anpassung an das Wasserleben, die die Bewegungsfähigkeit und das Schweben im Wasser begünstigt.

Das hervorstechendste Merkmal der Planktonalgen gegenüber den festsitzenden Algen ist jedenfalls ihre geringe Größe, die aber nicht lediglich als Anpassung an das Schweben aufzufassen sein wird, sondern auch in anderer Hinsicht von Vorteil ist: so wird offenbar der Photosynthese durch ein- oder wenigzellige kleine Organismen, die in jeder beliebigen Stellung volle Durchleuchtung erfahren, am besten gedient. Kleine Organismen nehmen Nährmaterialien aus dem Wasser am leichtesten auf, und ferner sind sie im bewegten Wasser zweifellos im Vorteil gegenüber großen Algen mit vielen Zellen (Oltmanns).

Fig. 94. *Katagnymene spiralis Lemmermann var. capitata* (*West*). (Nach Wille.) Teil einer Gallerthülle, den verschlungenen Lauf des Fadens zeigend.

Bei den Schizophyceen dürfte zumeist durch Schleimbildung eine Verminderung des spezifischen Gewichts erzielt werden. Als Beispiel mögen dienen die Chroococcaceen (Fig. 41) und besonders *Haliarachne* und *Katagnymene* (Fig. 94). Nach Klebahn wird die Wasserblüte gewisser limnoplanktonischer Schizophyceen durch „Gasvacuolen“ bewirkt, welche sich im Innern der Zellen entwickeln und als Schwimmapparate dienen. Molisch gibt indessen an, daß diese Schwebekörperchen oder Airosomen nicht gasförmig sind, sondern eine mehr oder weniger feste oder flüssige Konsistenz besitzen. Ähnliche Gebilde konnten von Molisch überdies auch bei schwebenden Purpurbakterien (*Rhodotheca* und *Rhodocapsa*) nachgewiesen werden.

A. Fischer endlich betrachtet die sog. Gasvacuolen als optische Bilder eines anisotropen, zu den Kohlehydraten gehörenden „Anabaenins.“

Mannigfacher Art sind die Schwebeeinrichtungen der planktonischen Diatomeen. Die grundbewohnenden Formen sind meist nahtführend und bewegen sich gleitend auf dem Boden weiter, und zwar durch Ausscheidung von Gallerte. Die echt planktonischen Diatomeen dagegen sind nahtfrei und die Gallerthüllen, die auch bei einigen von

Digitized by Google

ihnen bereits nachgewiesen werden konnten, so bei *Asterionella* (Fig. 95), *Tabellaria* von Voigt, bei *Fragilaria* von Schröder, bei *Chaetoceras* und *Bacteriastrum* von Bally und Schröder, sind hier zumeist fallschirmartig, während Schröter und Lauterborn eine äußerst durchsichtige Gallerthülle bei einer pelagischen Form von *Cyclotella comta* (Fig. 96) fanden, „wo dieselbe 2—6 der münzenförmigen Zellen zu zylindrischen Kolonien vereinigt und wahrscheinlich durch Vergrößerung der Oberfläche die Schwebefähigkeit erhöht". Doch ist nach Schütt die Tendenz zur Aggregation der Zellen und Arbeitsteilung sonst charakteristisch für die Bodendiatomeen; häufig genug finden wir längere Ketten noch im Süßwasserplankton, im echten Hochseeplankton sind wohl isolierte Zellen oder Verbände von spärlicher Gliederzahl die Regel. „In der Hochsee werden alle Zellen gleichmäßig vom Wasser getragen, sie brauchen sich nicht gegenseitig zu stützen noch zu schützen, ja sie gedeihen isoliert noch am besten. Die Nährstoffe des freien Meeres sind ja gleichmäßig im Wasser verteilt, sie sind aber nicht reichlich im Wasser vorhanden (Stickstoff nach Hensen), und es ist daher notwendig, daß wegen starker Konkurrenz die einzelnen Zellen weit voneinander entfernt sind. Das freie, gleiche Vagabundenleben der Hochseeflora ist einer höheren organisatorischen Vervollkommnung ungünstig" (Schütt). Bei möglichster Sparsamkeit mit dem Baumaterial, die uns, vergleichbar dem Gitterwerk moderner Eisenkonstruktionen, in leistenförmigen, anastomosierenden Verdickungen der äußerst zarten Schalen vor Augen tritt, sehen wir in verschiedenster Weise den einen Zweck erfüllt: die Schwebfähigkeit zu erhöhen. Dies wird erreicht durch allseitige Körpervergrößerung, wie bei dem schon erwähnten, mehrere cmm fassenden Körper von *Antelminellia gigas* (Fig. 90), durch Ausdehnung der Zelle in der Richtung der Längsachse bei *Synedra* (Fig. 92), durch blattförmige oder scheibenförmige Verbreiterung der Zellen bei einigen breiten Rhizosolenien (Fig. 97) und den Coscinodiscen

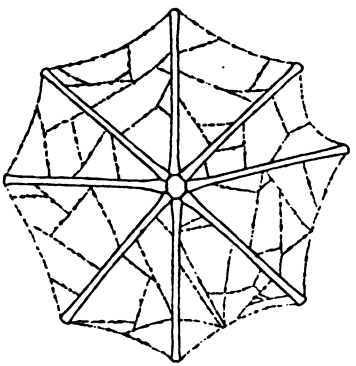


Fig. 95. *Asterionella gracillima Heib.* mit Gallerthaut. (Nach Voigt.)

Fig. 96. *Cyclotella comta Ktz. var. radiosa Grun.* (Nach Kirchner.)

Digitized by Google

Fig. 97. *Rhizosolenia sigma Schütt.* (NachSchütt.)

(Fig. 91). Regelrechte Schwebeapparate können auftreten in Form feiner Stachelkränze am Rande scheibenförmiger Zellen, wie bei *Gossleriella* (Fig. 98). Als lange, haarfeine Gebilde erinnern sie in ihrer Wirkung an die Pappushaarkronen der Kompositenfrüchte. Bei *Chaetoceras* (Fig. 93) finden wir einfache Hörner, bei *Bacteriastrum* (Fig. 99) sind sie gespalten.

Fig. 98. *Gossleriella tropica Schütt.* (Nach Schütt.)

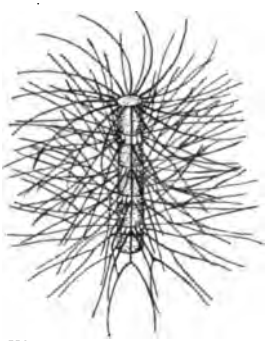


Fig. 99. *Bacteriastrum varians Lauder.* (Nach Schütt.)

Planktoniella sol (Fig. 100) aus dem Warmwasser erinnert wegen ihrer zarten, durch Radialstrahlen verstärkten Membran an die Samen der Ulmen.

Mit Borsten versehene Zellenketten zeigen oft auch Torsion, was bei *Chaetoceras* mit nur je 4 Schwebeborsten an jeder Zelle von besonderer Wichtigkeit ist, damit in der Kette die Borsten nach möglichst vielen Seiten ausstrahlen. Nackte Zellenketten erscheinen weiters gekrümmt, und Torsion bei Krümmung der Zellen führt dann zu Schraubenformen (Fig. 101), wie wir sie schon bei den marinen Bakterien als Anpassungserscheinung kennen lernten. Solche Krümmungen sollen außerdem ebenso wie die schief abgeschnittenen Zellenden der Rhizosolenien nach Schütt zur Steuerung dienen, „indem die Zelle oder die Zellkolonie, einseitig geneigt, dadurch wieder wagrecht zu liegen kommt,

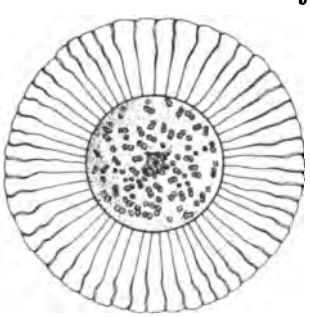


Fig. 100. *Planktoniella sol* (*Wallich*). (Nach Schütt.)

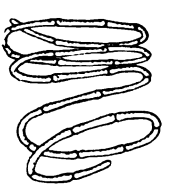


Fig. 101. *Rhizosolenia stolterfothi H. Perag.* (Nach Schütt.)

Digitized by Google

d. h. der weiteren Bewegung den größtmöglichen Widerstand entgegensetzt und damit möglichst langsam fällt".

Unter den Conjugaten, die überdies im Plankton eine untergeordnete Rolle spielen, könnte man die Scheibenform der Desmidiaceen als Anpassungserscheinung auffassen, wenn dieselbe nicht auch bei Grundformen allgemein vorkommen würde. Dies führt uns zu der Vermutung, daß manche Schwebeeinrichtungen nicht erst als Anpassungserscheinungen während des Planktonlebens erworben wurden, sondern daß sich nur solche Grundformen in den Lebensbezirk des

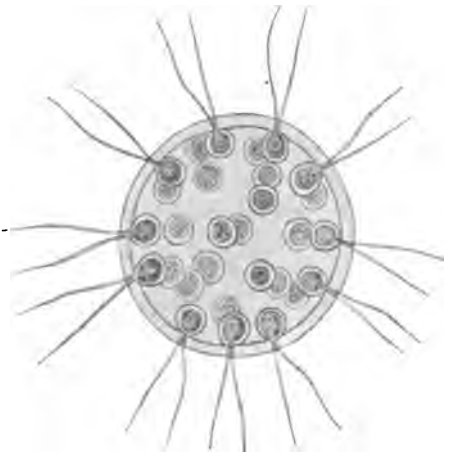


Fig. 102. *Eudorina elegans Ehrenbg.* (Nach Lemmermann.)

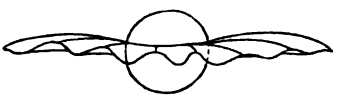


Fig. 103. *Pterosperma moebiusi Joergens.* (Nach Lohmann.)

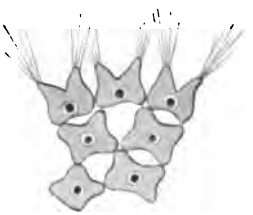


Fig. 104. *Pediastrum duplex Meyen.* (Nach Zacharias.)

Pelagials begeben konnten, die dazu am besten geeignet waren (Bachmann). Die Großzahl der Plankton-Desmidiaceen zeichnet sich überdies durch charakteristische Gallerthüllen aus.

Kugelig oder tafelförmig ausgebreitet und vielfach von einem mächtigen Gallertmantel umgeben erscheinen die Chlorophyceen; ich erinnere an *Pandorina, Eudorina* (Fig. 102), *Sphaerocystis, Pelagocystis.* Auf einen äquatorial gelagerten Fallschirm stoßen wir wieder bei *Pterosperma* (Fig. 103).

Die peripheren Zellen der planktonischen Pediastren (Fig. 104) sind mit Borstenbüscheln besetzt, in denen Zacharias ebenfalls einen besonderen Schwebeapparat erblickt.

Da Schweben und selbständige Bewegung (durch Cilien und Geißeln) sich in ihrer Wirkung fast aufheben, werden wir bei allen Planktonten mit selbständiger Bewegung zum mindesten eine geringere Mannigfaltigkeit der Schwebeeinrichtungen erwarten als etwa bei den

Digitized by Google

planktonischen Diatomeen. Als Beispiel könnten viele der Flagellaten herangezogen werden. Bei diesen sind immerhin die stark bewaffneten Warmwasserformen der Peridineen trefflich zum Schweben eingerichtet, aber zugleich auch, wie man annimmt, schlechtere Schwimmer als die einfacher gebauten nordischen Peridineen. Es hat sich gezeigt, daß fast jeder der ozeanischen Ströme seinen speziellen Lebensbedingungen besonders angepaßte Peridineen enthält, wie auch im Süßwasser die reiche Variationsfähigkeit der Ceratien als eine Anpassungserscheinung an die verschiedenartigen lokalen Lebensbedingungen aufgefaßt wurde.

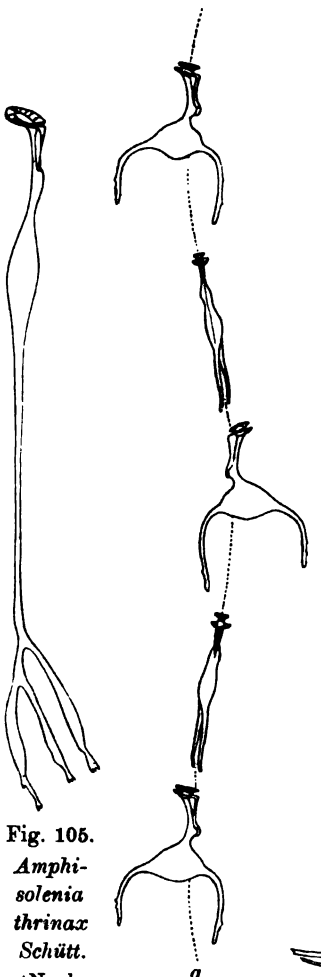


Fig. 105. *Amphisolenia thrinax Schütt.* (Nach Schütt.)

Während die marinen Ceratien sich im Warmwasser im Gegensatz zu den „philisterhaft solid" und einfach gebauten nordischen Formen durch starke Verlängerung, oft auch Verbreiterung der Hörner auszeichnen, vertritt *Amphisolenia* (Fig. 105) den stabförmigen Typus, wie wir ihn bei gewissen Diatomeen schon kennen lernten. *Triposolenia* (Fig. 106 *a*, *b*) vereinigt in sich gewissermaßen die Eigentümlichkeiten der „langhalsigen" Amphisolenien und der sperrigen Ceratien. Sie schraubt

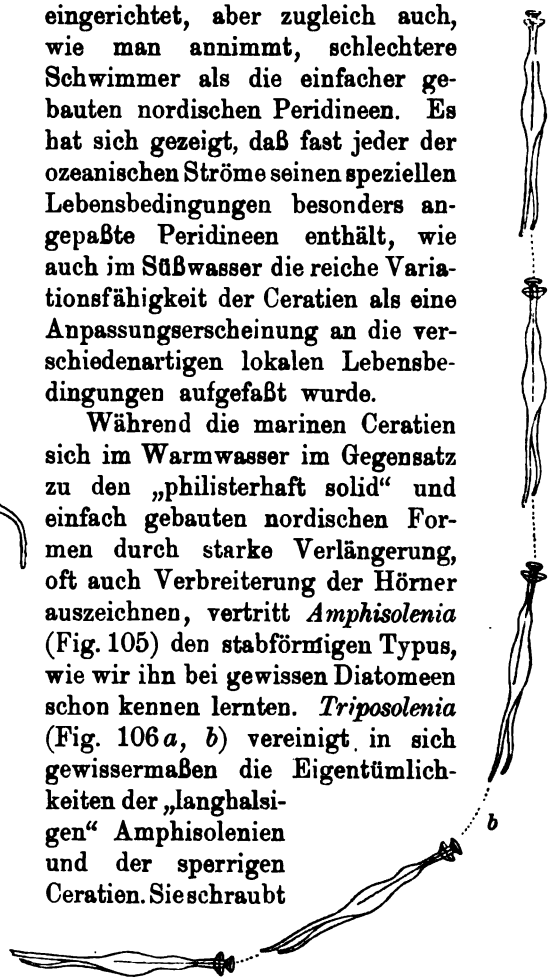


Fig. 106. *Triposolenia sp.* (Nach Kofoid.)
a aufwärts schwimmend; *b* absinkend.

sich, wie Kofoid gezeigt hat, mittels Geißelbewegung in gestreckten Spiralen fast senkrecht durchs Wasser nach aufwärts (Fig. 106 a), während beim Absinken der Körper alsbald platt und horizontal im Wasser zu liegen kommt, wodurch ein unerwünscht

Digitized by Google

rasches Absinken vermieden wird (Fig. 106 b). Von besonderem Interesse ist weiters die Beobachtung Kofoids, daß zahlreiche Formen von *Ceratium tripos* durch Abschneiden der Hörner, also durch Autotomie, die Schwebfähigkeit vermindern, durch nachträgliche Verlängerung der Hörner, also durch Regeneration, sie zu erhöhen vermögen. Autotomie und Regeneration sind hier ein Mittel, die Tiefenlage, in der die Planktonten schweben, beliebig zu verändern.

Fig. 107. *Ornithocercus splendidus Schütt.* (Nach Schütt.)

Bei *Ornithocercus* (Fig. 107) tritt abermals ein Fallschirm auf. Als Beispiel einer Gallertausscheidung zur Erhöhung der Schwebfähigkeit wird von Schröder *Phaeocystis* angeführt. Schleimabsonderung wurde vielfach auch gelegentlich der Encystierung gewisser Flagellaten beobachtet. Wenn auch dieser Schleim entschieden zur Verminderung des spezifischen Gewichtes sein Teil beizutragen vermag, ist sein Hauptzweck doch zweifellos der, eine Schutzhülle für die zarten Cysten abzugeben.

Von größter Bedeutung für das Schwebvermögen fast aller Phytoplanktonten ist endlich das fette Öl, während die Landpflanzen als wichtigstes Stoffwechselprodukt die spezifisch viel schwerere Stärke bilden, die den wichtigsten Phytoplanktonten, den Diatomeen und Schizophyceen, durchaus zu fehlen scheint (Wesenberg-Lund).

Fig. 108. *Difflugia hydrostatica Zach.* (Nach Zacharias.)

Nach ungefähr denselben Prinzipien wie beim Phytoplankton sehen wir auch die Schwebfähigkeit des **Zooplanktons** erhöht.

Den Süßwasserrhizopoden (*Arcella, Difflugia,* Fig. 108) dienen zeitweilig im Plasma auftretende Gasvacuolen gewissermaßen als Schwimmblasen, die ihnen ein tychopelagisches Leben ermöglichen. Unter den marinen, echt planktonischen Foraminiferen finden sich zur Erhöhung der Schwebfähigkeit lange Stacheln bei den Orbulinen, Globigerinen (Fig. 109) und Hastigerinen, auch Gallerthüllen konnten bei den beiden zuletzt genannten Gattungen bereits nachgewiesen werden.

Digitized by Google

Gallertartige Hüllen und Stacheln finden wir weiters bei den Heliozoen (Fig. 110).

Höchst mannigfaltig sind auch die Schwebeeinrichtungen der Radiolarien. So besteht der hydrostatische Apparat der Thalassicollen und der koloniebildenden Radiolarien nach Brandt aus einem dichten, spezifisch leichteren Gallertmantel, der nebenbei auch als Polster oder Puffer beim Anprallen an andere Körper gute Dienste leistet, weiters aus Vacuolen. Letztere, Tropfen wässeriger Flüssigkeit, in denen nach Brandt außer Seesalzen und Stoffwechselprodukten vorzüglich Kohlensäure vorkommen dürfte, treten in Pseudopodien oder in größeren Plasmaansammlungen auf, und durch ihr Entleeren erfolgt eine Vergrößerung des spezifischen Gewichtes und damit ein Absinken der Radiolarien, während Sekretion neuer Vacuolen eine Verringerung des Gewichtes und damit ein Aufsteigen der Tiere bedingt.

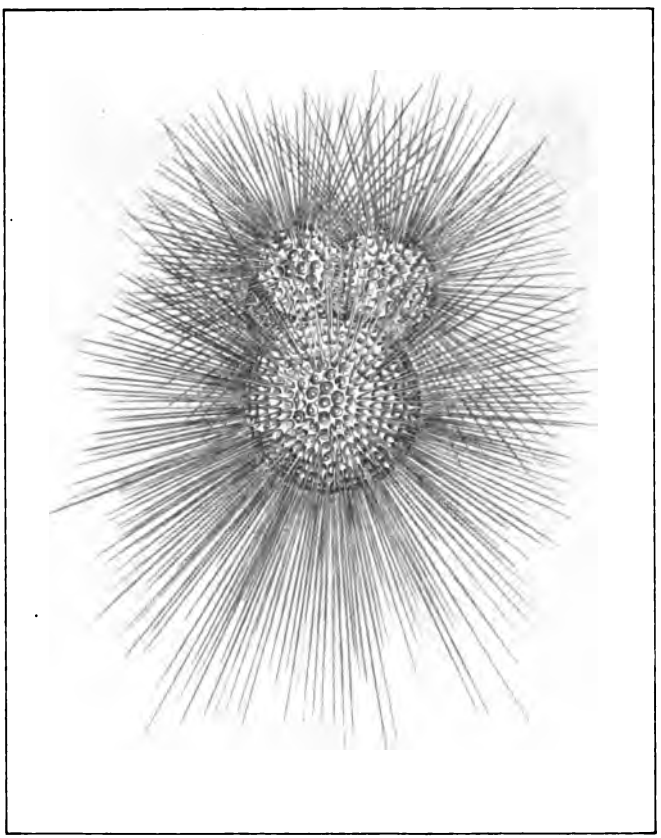


Fig. 109. *Globigerina bulloides d'Orb.* (Aus Zacharias.)

Das Untersinken erfolgt auf Grund äußerer mechanischer, thermischer oder chemischer Reize durch Kontraktion der Pseudopodien,

Digitized by Google

wodurch die Vacuolenwände reißen. Bei den Discoideen liegt das Skelett als platte Scheibe horizontal im Wasser.

Bei den Acantharіern ist die Gallerte weniger ausgebildet, sie genügt aber, um mit Hilfe der eigenartigen Gallertcilien (Myophrisken

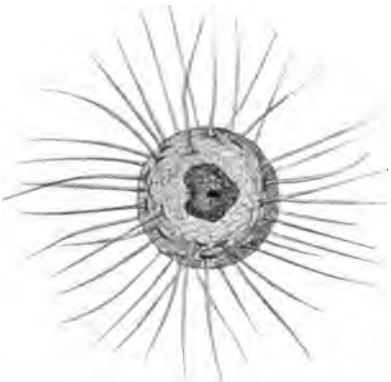


Fig. 110. *Acanthocystis pelagica Ostenfeld.* (Nach Ostenfeld.)

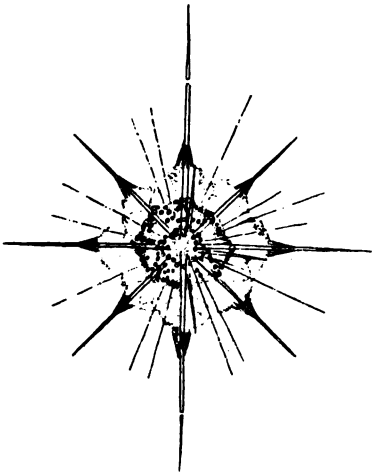


Fig. 111. *Acanthometron pellucidum J. Müller.* (Nach R. Hertwig.)

oder Myoneme) das Sinken und Steigen der Tiere in ähnlicher Weise wie bei der früher besprochenen Radiolariengruppe zu ermöglichen.

Um so sinnreicher sind die Anpassungserscheinungen der Acantharіastacheln, die in gesetzmäßiger Weise angeordnet sind. Es lassen sich nach Popofsky diesbezüglich hauptsächlich folgende Gesetze aufstellen:

1. Das Müllersche Gesetz: 20 Stacheln in 5 miteinander abwechselnden Gürteln zu je 4 um die stachellosen Pole des Weichkörpers gruppiert (Beisp. *Acanthometron*, Fig. 111).

2. Das Haeckelsche Stellungsgesetz: 32 Stacheln, davon 20 nach Müllers Gesetz, von den übrigen 12 verteilen sich je 4 auf den Äquator und die beiden Tropengürtel (Beisp. *Actinastrum*).

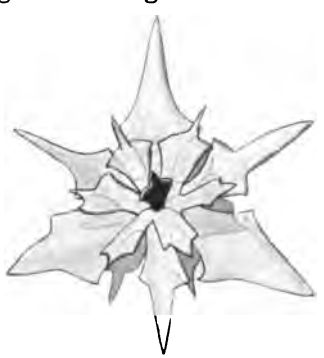


Fig. 112. *Rosetta elegans Pop.* (Nach Popofsky.) (Nördliche Polansicht.)

3. Das Brandtsche Stellungsgesetz: 20 Stacheln, davon 2 in den Polen, die anderen 18 gruppieren sich in 3 Gürteln zu je 6, und zwar so, daß 6 Stacheln, die in gleichen Winkeln zueinander stehen (60°), auf den Äquator und je 6 auf den nördlichen und südlichen 45. Breiten-

Digitized by Google

grad entfallen. Die Stacheln der einzelnen Gürtel wechseln miteinander ab (Beisp. *Rosetta* Fig. 112). Nach Mielk läßt sich indessen auch für die Familie der Rosettiden das Müllersche Gesetz anwenden.

Fig. 113. *Trizona brandti Pop.* (Nach Popofsky.) (Nördliche Polansicht.)

4. Das Popofskysche Dreigürtel-Stellungsgesetz: 18 Stacheln, die in 3 Gürteln zu je 6 Stacheln (also: Äquator 6 Stacheln und nördlicher und südlicher 45. Breitengrad je 6). Polstacheln fehlen hier (Beisp. *Trizona*, Fig. 113).

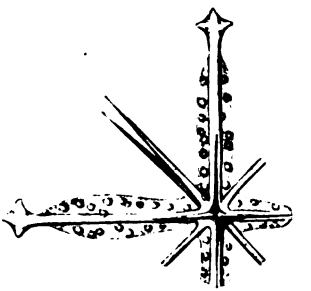


Fig. 114. *Lithoptera fenestrata J. Müller.* (Nach Popofsky.)

Bei allen Formen wird aus hydrostatischen Gründen stets der Äquator wagrecht im Wasser liegen, und es werden daher vor allem die Äquatorialstacheln, die dem Wasser vermöge ihrer Stellung die größte Fläche entgegenstellen können, besonders in Größe und Breite sowie bezüglich der Stachelanhänge (Flügel) ausgebildet werden. So wird bei dem Acanthostauridentypus dadurch, daß 4 Äquatorialstacheln bedeutend größer und breiter sind als die übrigen Stacheln, die Annäherung an die Linsen- oder Schalenform erreicht (*Lithoptera*, Fig. 114).

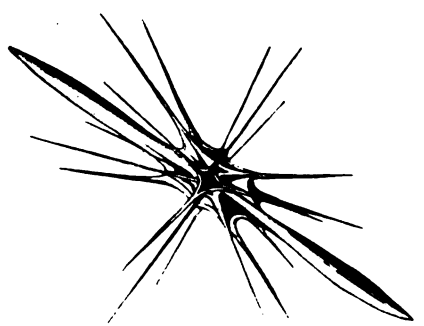


Fig. 115. *Amphilonchidium nationalis Pop.* (Nach Popofsky.)

Dadurch, daß nur zwei Äquatorialstacheln bedeutend in die Länge wachsen, kommt die besonders schwebfähige Nadel- oder Walzenform bei dem Amphilonchidentypus zustande (Fig. 115).

In ähnlicher Weise wie die Architektonik des ganzen Skelettes

Digitized by Google

läßt sich auch der Bau der einzelnen Stacheln viel besser verstehen, wenn wir ihre Bedeutung für die Erhöhung der Schwebfähigkeit und daneben Vergrößerung der Angriffsfläche horizontaler Stromkräfte (zur Ausbreitung der Art) in Rücksicht ziehen. Diesen Doppelzweck werden vierflüglige Stacheln besser erfüllen als dreiflüglige; letztere fehlen tatsächlich bei allen Acanthometriden. Auch das Vorkommen zweischneidiger Stacheln haben wir als Anpassungserscheinung aufzufassen. Endlich können wir beobachten, daß der gesamte Weichkörper in seiner Form das Bestreben einer möglichst vollkommenen Anpassung an das planktonische Leben zu erkennen gibt (Popofsky).

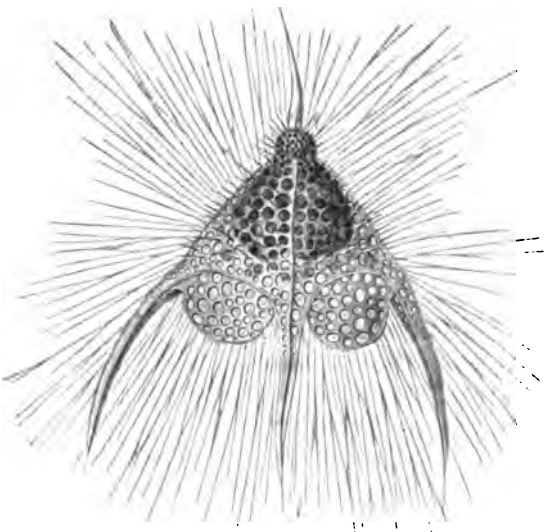


Fig. 116. *Pterocanium* (*Dictyopodium*) *trilobum Haeckel.* (Aus Zacharias.)

Daß schließlich die richtige Orientierung des Individuums im Wasser, z. B. die Horizontalstellung der Äquatorialstacheln, wirklich von Bedeutung für das Tier ist, erhellt aus gewissen pathologischen Veränderungen, die zuweilen im Skelettbau auftreten und die das Gleichgewicht des schwebenden Tieres stören würden; in diesen Fällen wird nach Popofsky durch Ausscheidung von Skelettsubstanz an einem entsprechend anderen Orte des Skelettes die durch Verletzungen veranlaßte Schwerpunktsverlagerung zu kompensieren versucht.

Bei dem einachsigen Skelett der *Monopylea* (= *Nasselaria*, Fig. 116) liegt der Schwerpunkt so, daß die Hauptachse senkrecht im Wasser steht. Das Skelett ist daher nach Brandt mehr zum Sinken und Steigen eingerichtet als zur Vermehrung der Schwebfähigkeit.

Die Gitterkugeln der Tripyleen (= *Phaeodaria*) sind entweder genau kugelig oder wie bei Sagenoscenen birnförmig, und es legt nach Haecker „schon die Ähnlichkeit mit einem Luftballon den Gedanken nahe, daß diese Körperform mit einem gewissen Steigvermögen im Zusammenhang steht". Das Sarkodehäutchen, das den Körper umhüllt, erscheint von den Spitzenstücken der Radialstacheln zeltartig gespannt erhalten zu werden, und das Steigen und Sinken dürfte in

Digitized by Google

ähnlicher Weise durch Bildung und Ausscheidung von Vacuolenflüssigkeit vor sich gehen wie bei den bereits früher erwähnten Radiolariengruppen. Eine weitere Anpassung scheint noch insofern vorzuliegen, als in der Regel bei den Warmwasserformen eine Vergrößerung der Oberfläche, bei den Tiefen- und Kaltwasserformen zugleich mit einer erheblichen Volumvergrößerung des gesamten Körpers eine Vermehrung der Stützpunkte der Sarkodehaut durch Ausbildung armleuchterartiger Seitenzweige der Radialstachelspitzen erzielt wird. (Haecker).[1])

Fig. 117. Gehäuse von *Xystonella armata Brandt* (von den Tongainseln.) (Nach Brandt.)

Unter den Ciliaten besitzt das Gehäuse der Tintinnen (Fig. 117) bei großer Fläche ein verhältnismäßig geringes Gewicht und dient in manchen Fällen wohl nicht nur zum Schutz, sondern auch zur Vergrößerung des Reibungswiderstandes. Bezüglich der Struktur des Gehäuses hat Biedermann die Vermutung ausgesprochen, daß das Innere der kleinen und kleinsten Kämmerchen hohl oder zum mindesten mit einer Substanz erfüllt ist, die spezifisch leichter ist als diejenige der Kammerwände. Dann hätte ihre Ausbildung für den Gehäusebewohner einen hydrostatischen Vorteil. Die an manchen Gehäusen vorkommenden Spiralleisten sind offenbar von lokomotorischer Bedeutung; sie werden etwa wie eine Schiffsschraube wirken müssen, sobald das Tier darin um seine Längsachse rotiert und dadurch die geradlinige Fortbewegung des Tieres in außerordentlichem Grade unterstützen und beschleunigen. Neben solchen Hochfaltungen kommt es bei den Lanzentintinnen (*Xystonella*, Fig. 117) noch zur Ausbildung eines „Lanzenknaufes", der den aboralen Teil des Gehäuses nicht allein erheblich verstärkt, sondern auch verhältnismäßig schwerer macht. Brandt vermutet, daß es sich bei dieser Bildung um eine Anpassung an das Hochseeleben handelt. Wenn das Tier ausgestreckt ist und Nahrung suchend dahinschwimmt, wird der Knauf ein Gegengewicht für den ausgestreckten Weichkörper bilden und so zu einer gleichmäßigen horizontalen Fortbewegung des sich drehenden Tieres beitragen. Zieht sich aber bei bewegter See infolge der mechanischen Reizung das Tier ganz in den hinteren Teil der Hülse zurück, so wird das Tier verhältnismäßig schnell dem

1) s. darüber später S. 235.

Digitized by Google

Bereiche der Wellenbewegung entzogen, weil es nun wegen der Verlegung des Gewichtes nach hinten vertikal, mit der pfriemenförmigen Spitze voran, niedersinkt.

Bei der Besprechung der den planktonischen Metazoen zukommenden Schwebeeinrichtungen können wir uns kürzer fassen; sind sie doch für manche Gruppen, so für die Staatsquallen so charakteristisch, daß diese Anpassungserscheinungen als allgemein bekannt vorausgesetzt werden können.

Bei allen planktonischen Coelenteraten fällt das lockere, gallertige Gefüge der Gewebe, ihr hoher Wassergehalt auf; so berichtet Kruckenberg, daß er bei einigen craspedoten Medusen des Triester Golfes 95,34—96,3 % Wasser nachweisen konnte. Zuweilen wird das umbrellare Gallertgewebe sehr voluminös wie bei *Aequorea* und hat dann wohl auch noch als Polster oder Puffer zu dienen. Einige craspedote Medusen sollen sogar spezifisch leichter sein als das Wasser, denn Eimer und Brandt behaupten, daß z. B. Aurelien,

Fig. 118.
Pelagia noctiluca Pér. Lsr. (Originalzeichnung von L. Müller-Mainz.)

Digitized by Google

wenn sie ihre Bewegungen einstellen, ganz langsam bis unmittelbar an die Oberfläche emporsteigen.

Wesentlich förderlich für die Erhöhung der Schwebfähigkeit ist endlich die Körperform der erwähnten Medusen: Scheiben- und Schirmform (Fig. 118) ist vorherrschend, während die Körperform der Ctenophoren sich auf ein Sphäroid zurückführen läßt. Bei den Cestiden erscheint der Körper in der Sagittalebene bandförmig ausgezogen, bei den Beroiden sackförmig, seitlich komprimiert. Als Schwebeapparate der Siphonophoren endlich finden wir kontraktile Schwimmglocken, Gasbehälter und große Luftflaschen, sowie große, über Wasser tauchende Gasballons, die, vom Winde getrieben, eine passive, seitliche Bewegung ermöglichen.

Nach Chun segeln die Physalien (Fig. 48, S. 117) aber „viel langsamer als die Velellen (Fig. 45, S. 105), da die gewaltigen und lang nachschleifenden Fangfäden das Tier bei mäßigem Winde gewissermaßen vor Anker legen. Der eigentümliche Bau der Velellen wird uns erst verständlich, wenn wir die vollendete Anpassung an die passive Bewegung durch den Wind in Betracht ziehen. Die Ausbildung eines schrägstehenden Segels, die kahnförmige Gestalt des Mantels, die Verkürzung der Fangfäden zu tasterähnlichen, mit Nesselstreifen besetzten Anhängen, die reichliche Schleimsekretion am Mantelrande, welche die Wirkung der Fangfäden ergänzt und das Verkleben der Beutetiere bedingt, das ramifizierte Gefäßnetz, welches ein Austrocknen der der Luft ausgesetzten Regionen des Körpers verhütet, und endlich die Reihe von Luftlöchern auf der Oberseite der Luftkammern, welche der von der Sonne stark erwärmten und ausgedehnten Luft den Austritt gestatten: das alles sind Momente, die erst durch Anpassung an ein rasches Segeln erklärlich werden."

Unter den planktonischen Würmern treffen wir kugelige Körpergestalt bei Rotatorien und vielen Larvenformen *(Trochophorastadium)*, scheibenförmig abgeplattet erscheinen die Turbellarien, *Pelagonemertes*, *Tomopteris* (Fig. 119).

Das Gewebe ist zuweilen, namentlich bei den ausgesprochenen Hochseeformen, sehr wasserreich, gallertartig aufgequollen; von gallertiger Konsistenz sind die Tonnengehäuse der Terebellidenlarven. Namentlich durch die Ausbildung sog. Skelettzellen im Mitteldarmgewebe der *Rostralia*-Larven soll nach Haecker wegen der halbflüssigen Inhaltsmasse dieser Zellen das spezifische Gewicht des Gewebes herabgesetzt werden. Die Annelidenlarven sind überhaupt an die planktonische Lebensweise vorzüglich angepaßt: das Kopfsegment bildet sich zu einer blasig aufgetriebenen Schwimmglocke um *(Polygordius-*

Digitized by Google

Larve), der Schlagcilienapparat des Kopf- und Analsegmentes wird unterstützt durch eine kräftige Ausgestaltung der Wimperbögen der dazwischen gelegenen Segmente (einige Spioniden); stabförmig gestreckt erscheint der Körper der *Magelona*-Larven, die sich unter Verzichtleistung auf den Wimperapparat durch aalartig schlängelnde Bewegungen schwimmend fortzubewegen vermögen, während die langen „Stoßfühler" (früher irrtümlich als „Fangfühler" gedeutet) bei Spionidenlarven mit schwach ausgebildeten Bauchwimperbögen durch abwechselndes Einziehen und Ausstrecken den Tieren vermutlich eine aktive, stoßweise Bewegung ermöglichen.

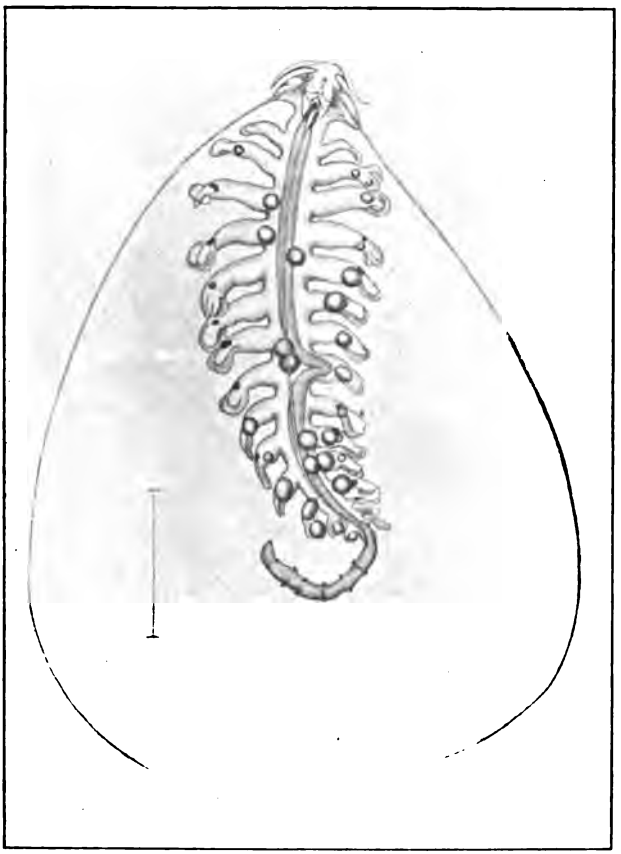


Fig. 119. *Tomopteris euchaeta Chun.* (Nach Chun.)

Als Schwebeeinrichtungen zum Zwecke der Oberflächenvergrößerung lassen sich wohl die larvalen, langen Borsten der Polychaetenlarven deuten, soweit sie nicht, wie dies schon Joh. Müller für die *Mitraria*-Larve vermutete, nebenbei auch noch zum Schutze des weichen Körpers dienen. In schönster Ausbildung finden wir sie bei den beiden typischen Hochseelarven, den erwähnten *Mitraria*-Larven, hier bisweilen am distalen Ende flachkolbenartig angeschwollen oder von der Gestalt der Skier *(M. skifera,* Fig. 120), und bei den *Rostralia*-Larven, die sich außerdem noch durch den gekielten oder zugespitzten

Digitized by Google

Kopfabschnitt, der wohl als „Wasserbrecher" zu dienen hat, und die langen Stoßfühler als echt planktonische Larven zu erkennen geben (Haecker).

Auch an planktonischen Wurmeiern sind Schwebeeinrichtungen beobachtet worden. So verhelfen z. B. nach Voigt und Zacharias Gallerthüllen, Öltropfen, von der Schale ausstrahlende Borsten den Eiern der Synchaeten zu pelagischem Schweben.

Doch werden lange Borsten, Dornen u. dgl. nicht ausschließlich als zur Vergrößerung der Oberfläche dienend gedeutet. Nach Burckhardt sollen z. B. die vier Dornen der *Notholca* (Fig. 121) „in ausgezeichneter Weise dazu dienen, dem Tiere bei der Lokomotion die nötige Stabilität in der Richtung zu geben. Erinnert uns doch," meint Burckhardt, „*Notholca* vollständig an ein unterseeisches Boot, das am Vorderende eine ungeheuere Schraube trägt". Jedenfalls sind Stacheln bei planktonischen Rotatorien sehr häufig *(Anuraea, Triarthra, Polyarthra)*, während die zum Anheften dienenden Organe rückgebildet sind oder ganz fehlen *(Ascomorpha, Synchaeta, Hudsonella, Anuraea, Notholca, Triarthra, Polyarthra)*. Dagegen zeigt sich das Wimperorgan überall in höchster Vollendung. Zu Gallertbildungen kommt es bei Melicertiden und Floscularien (Wesenberg-Lund). Die Gallerte ist bei *Mastigocerca setifera* Lauterb., dem am besten an das Planktonleben angepaßten Rädertier, außen scharf abgegrenzt, bei der farbenprächtigen *Hudsonella pygmaea* (Calm.) lockerer, wasserreicher (Lauterborn).

Fig. 120. *Mitraria skifera Haecker.* (Nach Haecker.)

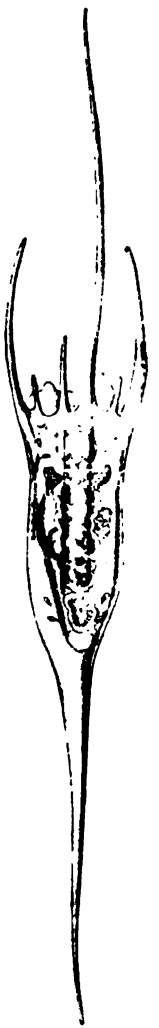


Fig. 121. *Notholca longispina Kell.* (Nach Hudson and Gosse.)

Unter den planktonischen Arthropoden überwiegt als Schwebeeinrichtung das Prinzip der Oberflächenvergrößerung durch Ausbildung

Digitized by Google

langer, befiederter Extremitäten; daneben erscheint der Körper bald zu einer flachen Scheibe plattgedrückt, bald wieder zu einem langen, vermöge der Schwerpunktsverhältnisse horizontal im Wasser liegenden Stabe ausgebildet. Ölkugeln in den Geweben tragen außerdem vielfach zur Herabsetzung des spezifischen Gewichtes bei. Chun hat nachgewiesen, daß die Öltropfen der Entomostraken auch anderen Organismen, nämlich Siphonophoren, die sich von niederen Krebsen ernähren, zur Herabsetzung des spezifischen Gewichtes dienen. Die Copepoden hinwiederum verdanken die Ölkugeln dem Phytoplankton, von dem sie sich ernähren.

Fig. 122. Kopfform von *Hyalodaphnia cristata*. (Nach Zacharias.)
a während des Sommers, *b* während des Herbstes, *c* während des Winters.

Im speziellen sind unter den Cladoceren des Süßwassers die oft bizarren Helme der Hyalodaphnien (Fig. 122) als Wasserbrecher zu deuten und mögen außerdem die Konstanz der Lokomotionsrichtung erhöhen; die gallertigen Hüllen der Holopedien (Fig. 12, S. 28) könnten wir ebenfalls als Schwebeeinrichtungen auffassen, wenn sie nicht, wie aus den Untersuchungen Stingelins hervorgeht, in erster Linie als Schutzorgane dienten. *Bythotrephes* (Fig. 123) und *Polyphemus* fallen durch ihren in einen langen Stiel ausgezogenen Hinterleib auf und *Leptodora* (Fig. 79, S. 164) läßt wegen ihres langen, hyalinen Körpers und der langgestreckten Extremitäten auf eine zum mindesten vorwiegend planktonische Lebensweise schließen.

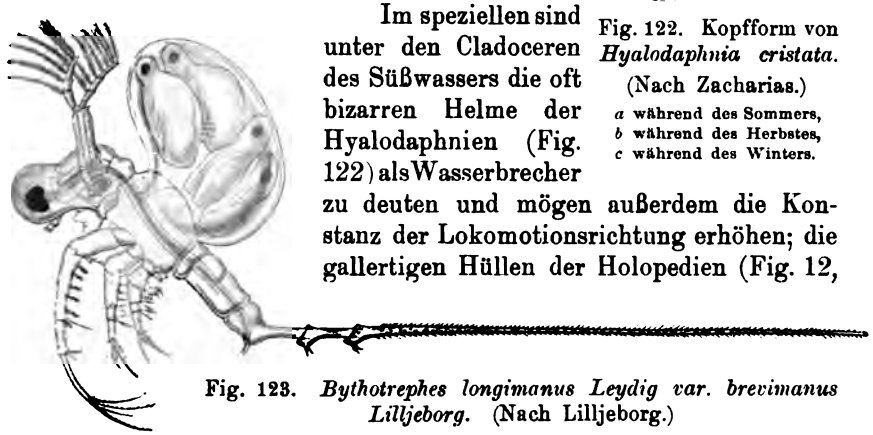


Fig. 123. *Bythotrephes longimanus Leydig var. brevimanus Lilljeborg*. (Nach Lilljeborg.)

Fig. 124. *Conchoecia daphnoides Claus* ♀. (Nach G. W. Müller.)

Die Schalen der planktonischen Ostracoden (Halocypriden) sind nur schwach verkalkt, zuweilen in extremer Weise in die Länge gestreckt (*Conchoecia daphnoides*, Fig. 124) oder, wie bei dem vom „Alba-

Digitized by Google

troß" und der „Valdivia" erbeuteten Riesen-Tiefseeostracoden *Gigantocypris* (Farbentafel Fig. 8), kugelig. Außerdem werden noch von Müller hauptsächlich bei Tiefseeformen auftretende Hörner, flügelartig gestaltete Schalenwülste u. dgl. als Schwebevorrichtungen gedeutet. Im Limnoplankton spielen die Ostracoden eine unbedeutende Rolle. Planktonisch scheint *Cypris purpurascens* im Colombo-See auf Ceylon zu leben; besondere Schwebeeinrichtungen sind aber nicht vorhanden (Apstein).

Unter den drei im Süßwasser lebenden Copepodenfamilien, den Harpacticiden, Cyclopiden und Centropagiden, erweisen sich die zuletzt genannten als an die schwebende Lebensweise am besten angepaßt und zwar sowohl infolge der langen, wie eine Balancierstange horizontal gestellten, ersten Antennen als auch nach Graeter wegen des im Verhältnis zum langen Cephalothorax bedeutend kürzeren Abdomens. Unter den haliplanktonischen Calaniden imponieren einige durch ihre riesigen Antennen, die die Körperlänge um ein Mehrfaches übertreffen (*Mecynocera*), andere, wie verschiedene *Calocalanus*- und *Augaptilus*-Arten (Fig. 125), durch die prächtigen, breiten und langen, buntschillernden Fiederborsten, die nach Chun (bei *Calocalanus pavo*) wie ein Fallschirm wirken, während die nahezu 6 mm lange, linksseitig entwickelte Furcal-Fiederborste des *Calocalanus*

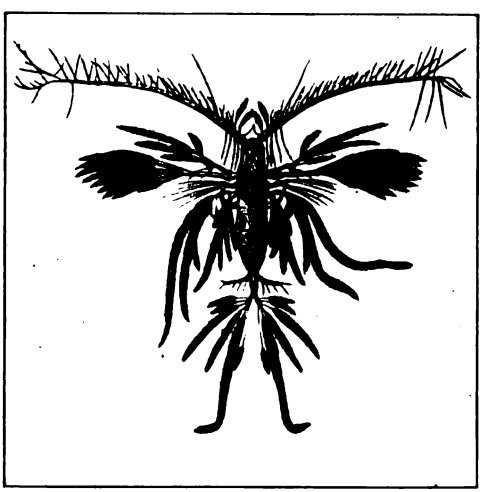


Fig. 125. *Augaptilus filigerus Claus.* (Aus Zacharias.)

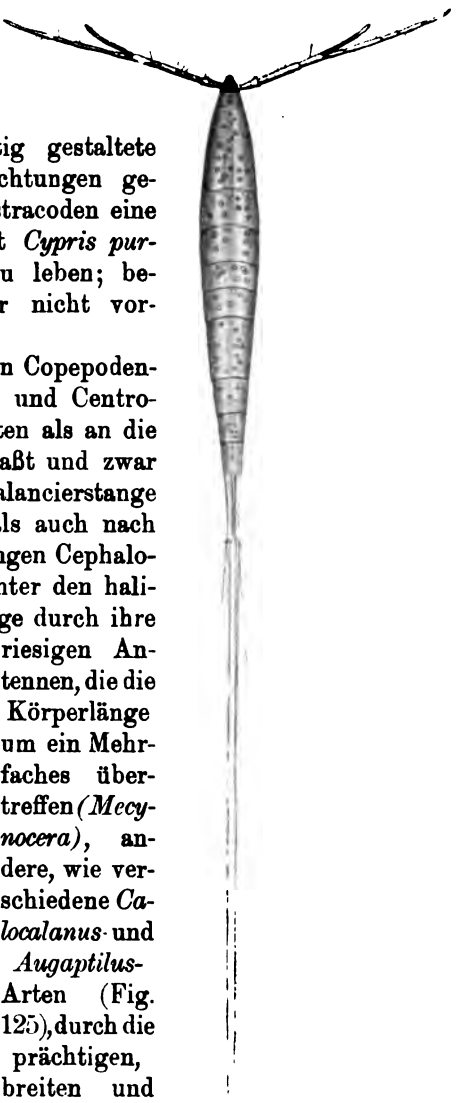


Fig. 126. *Setella gracilis Dana* ♀. (Nach Giesbrecht.)

Digitized by Google

plumosus das Tier in der Ruhestellung gewissermaßen vor Anker legen dürfte. Die haliplanktonischen Harpacticiden werden langgestreckt, stabförmig, z. B. *Setella* (Fig. 126), die hemiparasitischen Corycaeiden zu papierdünnen, glashellen oder perlmutterglänzenden Plättchen (*Copilia*, Fig. 28b, S. 69, *Sapphirina*, Fig. 136, S. 213).

Zur Herabsetzung der Sinkgeschwindigkeit dienen dem gemeinsten Copepoden der Elbemündung, *Eurytemora affinis*, lange Flügel am Hinterende des Cephalothorax. Timm macht darauf aufmerksam, „daß die nicht völlig entwickelten Weibchen, selbst wenn sie schon mit Spermatophoren besetzt sind, noch abgerundete Flügelstummel haben, die ihre dreieckige Form erst voll entwickeln, wenn das Abdomen des Tieres mit dem großen Eiballen beschwert wird. Ebenso fehlen die Flügel auch den Männchen, die ja unbeschwert von der Last der Nachkommenschaft durchs Leben ziehen."

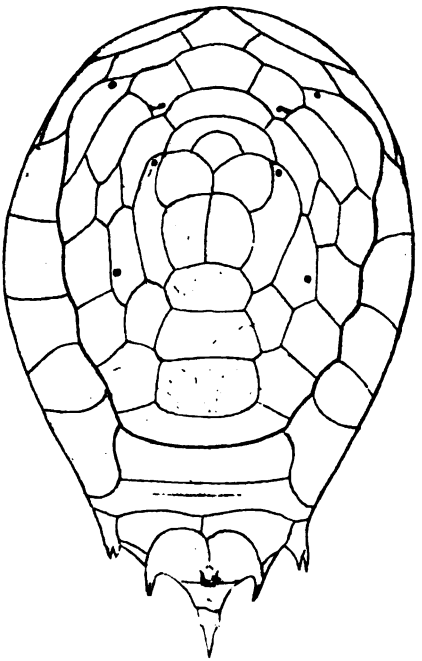


Fig. 127. *Proteolepas hanseni Steuer;* Nauplius von der Rückenseite gesehen. (Nach Steuer.)

Für die Cirripediennauplien endlich sind mit wenigen Ausnahmen (Proteolepadidennauplien, Fig. 127) die langen Stirn- und Schwanzstacheln als Schwebeapparate charakteristisch.

Unter den planktonischen Entomostrakeneiern erinnern wir zunächst an die Dauereier der Cladoceren. „Bekanntlich hat das Ephippium nicht nur den Zweck, die Dauereier vor mechanischen Verletzungen zu schützen, sondern auch als Schwimmapparat zu dienen. Die vielen Hohlräume in der äußeren Wandung des Ephippium sind ja nur dazu vorhanden, um mit Luft gefüllt zu werden und das Schwimmen zu ermöglichen" (Zwack).

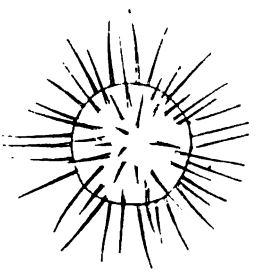


Fig. 128. *Ovum hispidum hystrix (Cleve) von Centropages hamatus (Lillj.)* aus der Kieler Bucht. (Nach Lohmann.)

Weiter sind zu erwähnen die mit besonderen Schwebeeinrichtungen versehenen, früher als

Digitized by Google

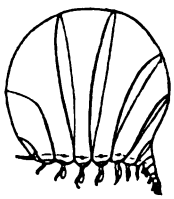


Fig. 129. *Mimonectes steenstrupi Bov.* (Nach Bovallius aus Chun.)

„dornige Cysten", Xanthidien oder Trochisciën bezeichneten planktonischen Eier, die nach Lohmann wahrscheinlich größtenteils Eier von Copepoden darstellen (Fig. 128).

Sind die Eier spezifisch schwerer, dann sinken sie allmählich in tiefere Wasserschichten ab, während sich der Keim im Innern weiterentwickelt. Die pfeilförmige Gestalt der in der Tiefe ausschlüpfenden Nauplien (*Pontella* u. a.) erklärt sich dann vielleicht daraus, daß dieselbe eine schnelle Bewegung in bestimmter Richtung begünstigt und so ein rascheres Erreichen des Wasserspiegels ermöglicht, an welchem die geschlechtsreifen Tiere

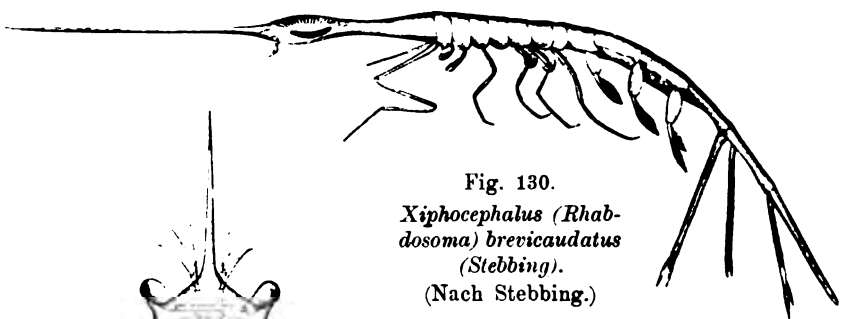


Fig. 130.
Xiphocephalus (Rhabdosoma) brevicaudatus (Stebbing).
(Nach Stebbing.)

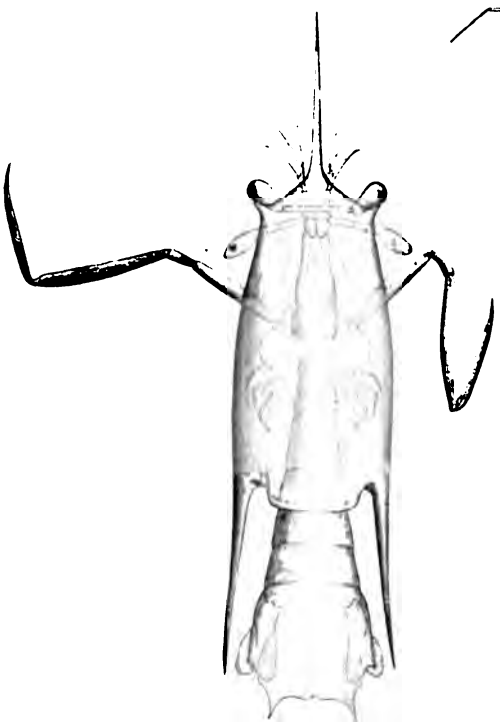


Fig. 131.
Stomatopodenlarve (Original).

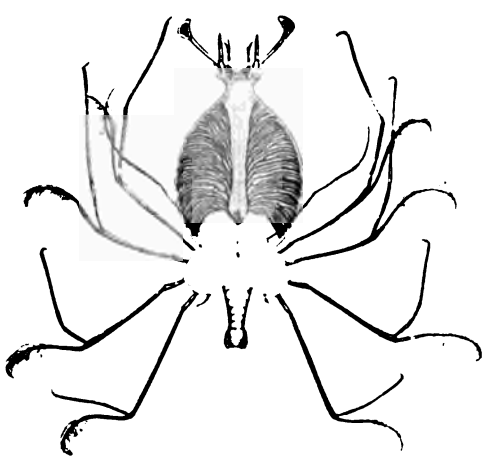


Fig. 132.
Larve von *Scyllarus sp.* aus Westindien.
(Nach Praep. v. Doflein. Original.)

Digitized by Google

der in Betracht kommenden Gattungen wahrscheinlich ausschließlich leben (Giesbrecht).

In der großen Gruppe der Malakostraken scheint Bildung von spezifisch leichteren Stoffen (Öltropfen) und echter Gallerte weniger häufig vorzukommen. Woltereck konnte nachweisen, daß z. B. bei dem Amphipoden *Mimonectes* (Fig. 129), dessen kugelige Gestalt man früher auf reichliche Ausbildung von Gallertsubstanz zurückführen zu können glaubte, der ganze Hohlraum „durch vertikale und horizontale Septen in ein kompliziertes System kommunizierender Kammern“ zerlegt ist. Bei einem anderen Amphipoden, *Xiphocephalus* (Fig. 130), kommt es wiederum zu der uns mehrfach begegneten stabförmigen Verlängerung des Körpers, bei den Stomatopodenlarven (*Alima*, *Erichthus*, Fig. 131) zur fallschirmartigen Verbreiterung des Thoraxschildes. In gewissem Sinne als Fallschirm zu deuten sind auch die langen, in der Ruhe gespreizt getragenen Beine

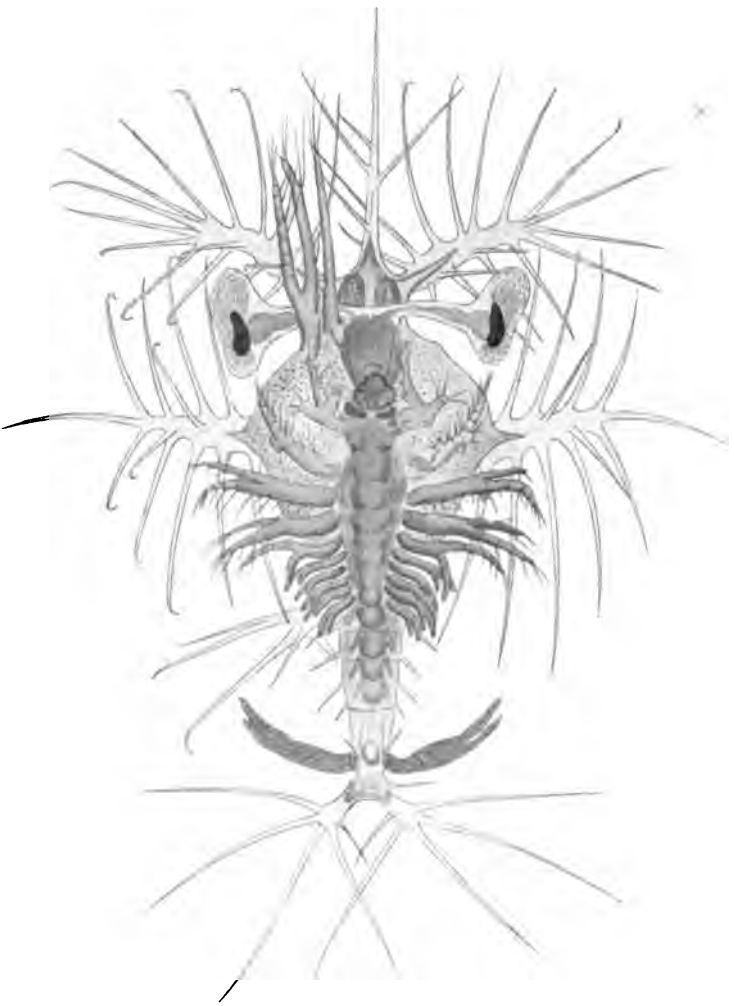


Fig. 133. Älteste Zoëa von Sergestes *(Elaphocaris)*. (Nach Claus.)

Digitized by Google

einiger Schizopoden, der Tiefseemysideen, und bei den Euphausiden dürfte das Schwebevermögen noch äußerst wirksam durch die monströse Entwicklung der Antennen unterstützt werden.

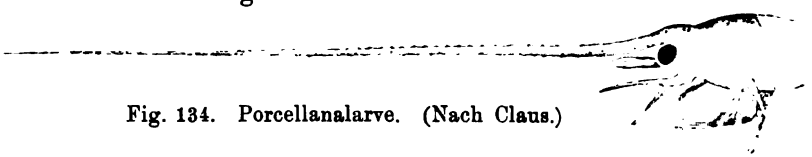


Fig. 134. Porcellanalarve. (Nach Claus.)

Das gleiche gilt auch von den Antennen einiger planktonischer Decapoden (Sergestes), während ein anderer Penaeide, *Lucifer*, und die ihm äußerlich ähnliche *Calliaxis*-Larve wiederum den Stabtypus zeigen.

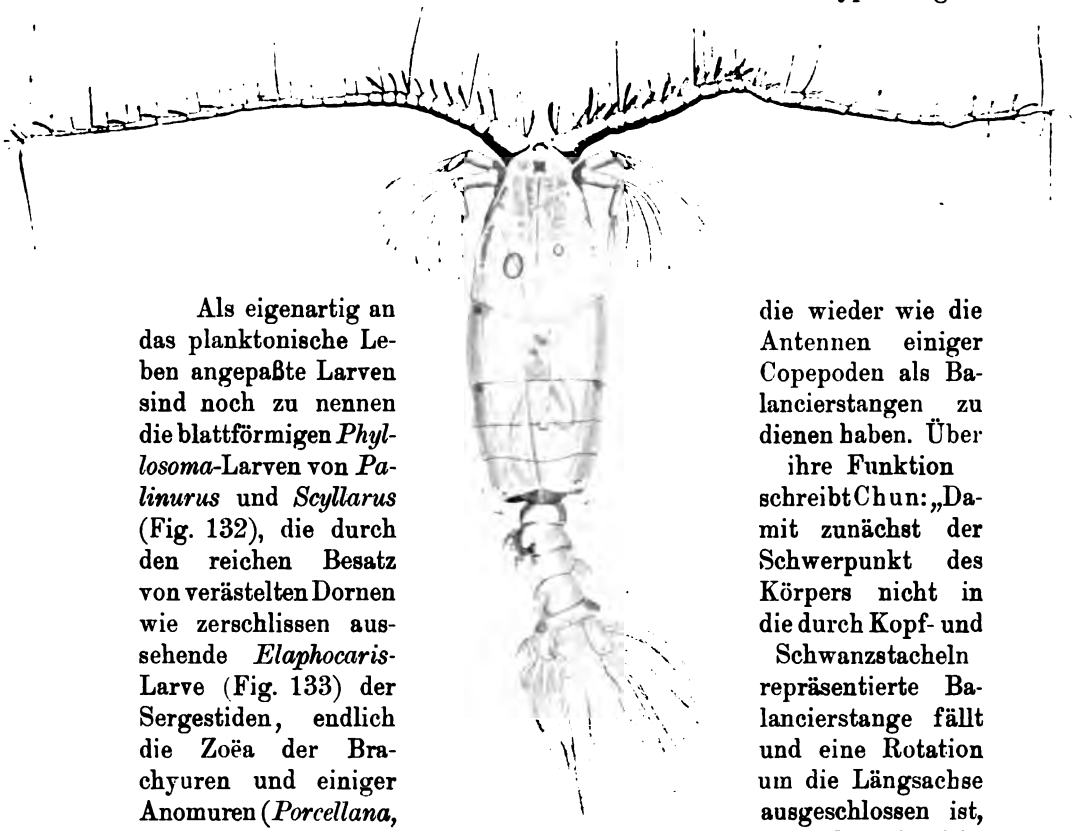


Fig. 135. *Pleuromamma abdominalis (Lubb.)* ♂.
(Nach Giesbrecht.)
Vom Rücken gesehen, mit Ölkugeln im Vorderrumpf.

Als eigenartig an das planktonische Leben angepaßte Larven sind noch zu nennen die blattförmigen *Phyllosoma*-Larven von *Palinurus* und *Scyllarus* (Fig. 132), die durch den reichen Besatz von verästelten Dornen wie zerschlissen aussehende *Elaphocaris*-Larve (Fig. 133) der Sergestiden, endlich die Zoëa der Brachyuren und einiger Anomuren (*Porcellana*, Fig. 134) mit ihren charakteristischen Stirn- und Rückenbzw. Schwanzstacheln, die wieder wie die Antennen einiger Copepoden als Balancierstangen zu dienen haben. Über ihre Funktion schreibt Chun: „Damit zunächst der Schwerpunkt des Körpers nicht in die durch Kopf- und Schwanzstacheln repräsentierte Balancierstange fällt und eine Rotation um die Längsachse ausgeschlossen ist, so wird er einseitig aufgehängt. Ist der Vorderkörper schwerer als der

Digitized by Google

Hinterkörper, so ist der Kopfstachel länger als der Schwanzstachel. Da der erstere einen größeren Reibungswiderstand als der letztere bedingt, so kompensiert er die durch den schwereren Vorderkörper bedingte Belastung und ermöglicht eine Fortbewegung in der Richtuug der Horizontalen. Wird dagegen das Abdomen wie bei den Krabbenzoëen nach vorn geschlagen, so rückt der Körper in die Mitte der langen, durch Kopf- und Schwanzstachel hergestellten Balancierstange. Die wagerechte Haltung wird entweder durch seitliche Stacheln und Dornen unterstützt, oder es treten bei langsam beweglichen bzw. nahezu unbeweglichen Larven jene enorm langen Rückenstacheln auf, welche einerseits der Fortbewegung einen beträchtlichen Widerstand entgegensetzen, andererseits vorwiegend die aufrechte Stellung unterstützen dürften. Derselbe Effekt (nämlich eine horizontale Lage des Körpers) wird auch dadurch erzielt, daß die Schwanzstacheln sich verdoppeln und parallel nach hinten verlaufen."

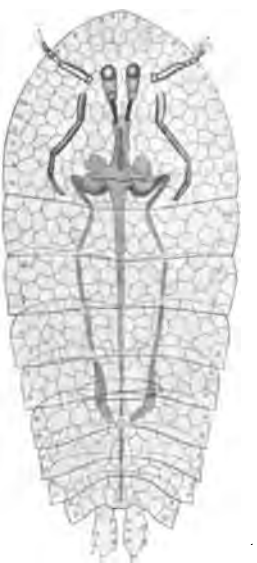


Fig. 136. *Sapphirina ovatolanceolata Dana* ♂. (Nach Haeckel.)

Wenn wir endlich im Anschluß an Woltereck die Crustaceen nach solchen morphologischen „Schwebeprinzipien" gruppieren, erhalten wir folgende Übersicht:

1. Bildung spezifisch leichter Stoffe (Öltropfen), ohne besondere Formänderung. Beispiel: viele Copepoden (Fig. 135).

2. Bildung von langen, unverästelten, meist rauhen Stacheln. Beispiel: *Porcellana*-Larve (Fig. 134).

3. Bildung eines Gestrüppes verzweigter Stacheln. Beispiel: *Elaphocaris*-Larven von *Sergestes* (Fig. 133).

4. Fallschirmartige Verbreiterung des Thoraxschildes. Beispiel: Larve von *Squilla* (Fig. 131).

5. Umbildung des Körpers zu einer horizontalen, dünnen und breiten Platte. Beispiel: *Sapphirina* und *Copilia* (Fig. 136 und Fig. 28, S. 69).

6. Umbildung des Körpers zu einer horizontalen, dünnen und breiten Platte mit gleichzeitiger Verlängerung der Extremitäten, die in der Ruhe gespreizt getragen werden. Beispiel: *Phyllosoma*-Larve der Loricaten (Fig. 132).

7. Umbildung des Körpers zu einem langen Stab. Beispiel: *Xiphocephalus* (= *Rhabdosoma*, Fig. 130).

Digitized by Google

8. Umbildung von Kopf und Thorax zu einer gemeinsamen Hohlkugel. Beispiel: *Mimonectes* (Fig. 129).

9. Blasenartige Auftreibung des Peräon von der des Kopfes gesondert. Beispiel: *Physosoma*-Larven von *Thaumatops* (Fig. 137).

Unter allen Insekten sind die *Corethra*-Larven wegen des Baues ihres Tracheensystems wohl die einzigen, die imstande sind, in den mittleren und tiefen Wasserschichten der Teiche sich zu Hause zu fühlen. Bei ihnen hat sich das Respirationsorgan zu einem hydrostatischen Apparat von wunderbarem Bau umgestaltet. Wesenberg-Lund hat gezeigt, wie *Culex* — *Mochlonyx* — Teichcorethren — Seencorethren eine Anpassungsreihe in bezug auf das Planktonleben der Larven darstellen.

Fig. 137. Seitenansicht eines jungen *Thaumatops-„Physosoma"* (α-Larve). (Nach Woltereck.) Die Beine des Peräon sind fortgelassen. Herz fein punktiert, Darm schraffiert. Etwa 5fache Vergr.

Den Wert weit ausgespreizter Extremitäten für die Erhöhung der Schwebfähigkeit suchte Lohmann an Halacarinen experimentell festzustellen. Diese spreizen nämlich bei jeder plötzlichen Erschütterung des Wassers oder bei plötzlichen Stößen, die ihren Körper direkt treffen, sämtliche Beine weit vom Körper ab und verharren unter Umständen in dieser Haltung längere Zeit. Dieser Zustand erinnert sehr an das sog. „Sichtotstellen" anderer Tiere, nur pflegen dann die Extremitäten meist eng dem Körper angelegt zu werden. Lohmann ermittelte nun die Fallgeschwindigkeit bei 12 Exemplaren von *Halacarus spinifer* Lohm. und erhielt folgende Resultate:

0,25 m wurden zurückgelegt,	im Durchschnitt	Verlangsamung
a) wenn die Beine gar nicht ausgebreitet waren,	in 34 Sekunden	—
b) „ „ „ in strampelnder Bewegung waren, ...	„ 38,5 „	4,5
c) „ „ „ wie bei b) und zeitweise gespreizt waren, ...	„ 40,0 „	6,0
d) „ „ „ dauernd gespreizt waren, .	„ 53,0 „	19,0

Unter den Mollusken mag zunächst auf die planktonischen Gastropoden hingewiesen sein. Das Floß der schon eingangs erwähnten *Janthina* (Farbentafel Fig. 2) besteht aus verschiedenen Elementen. Das Protopodium liefert dazu einen mehr gleichmäßigen Schleim, aus dem es mit Luft die Blasen bildet. Das Sekret des Mittelfußes ist

Digitized by Google

fadenförmig, eine Art Byssus, welcher als glatte Faserbahn den Blasen zur Unterlage dient und eine festere Verbindung mit dem Fuße bewirkt. Die Eikapseln, deren gefranste, freie Ränder vielleicht auch ein Schwebemittel darstellen, werden an der Unterseite des Floßes befestigt. Schon weniger als $^1/_2$ mm große Janthinen besitzen nach Simroth bereits ein charakteristisches Floß, eine Schleimkugel, die an dem erwähnten Byssus wie an einem Stiel haftet; die Bildung dieses ersten Schwimmapparates erfolgt vermutlich schon zu der Zeit, während die Jungen noch am Floß der Mutter haften.

Fig. 138. *Echinospira*-Larve. (Nach Simroth.)

Bei den Gastropodenlarven findet Simroth folgende Faktoren, die zur Erhöhung der Schwebfähigkeit beitragen:

1. Die Schalen sind meist rein conchiolinös; kommt Kalk dazu, so genügt ein strukturloses Durchdringen.

2. Die Außenschale *(Scaphoconcha)* wird erweitert, so bei *Echinospira* (Fig. 138).

3. Die Mündung der Schale wird vergrößert, und auch die Kammerung in

Fig. 139. *Atlanta peroni Lsr.* (Nach Gegenbaur.)

Digitized by Google

den oberen Umgängen derselben trägt zur Schwimmfähigkeit bei wie bei den *Sinusigera*-Schalen.

4. Es kommt zur Bildung seitlicher Mündungsflügel.

5. Außen an der Schale treten als Oberflächenvergrößerung Reihen von Zähnen, Stacheln und Haaren auf.

6. Endlich erfolgt zugleich mit einer Reduktion des Vorderkörpers und der Sohle eine mächtige Entfaltung der Velarfortsätze.

Fig. 140. *Carinaria mediterranea Pér. Les.* (Originalzeichnung).

Die Schalen der Heteropoden sind zart, aber groß und scheibenförmig abgeplattet und gekielt bei *Atlanta* (Fig. 139), um dem Wasser wenig Widerstand entgegenzusetzen, rudimentär bei *Carinaria* (Fig. 140) und endlich in Wegfall gekommen bei *Pterotrachea* (Fig. 141). Bei dieser ist der Körper gallertartig aufgequollen, walzenförmig; er liegt horizontal im Wasser. So ist mit der Reduktion der Schale, der gallertartigen Auftreibung des Körpers im Verein mit einer durch Flossenbildung

Fig. 141. *Pterotrachea (Firola) coronata Forsk.* (Nach Leuckart aus Lang.)

(Pterygopodium) angestrebten Oberflächenvergrößerung das Anpassungsvermögen der Heteropoden an das Schweben im Wasser genügend gekennzeichnet.

Ähnliches gilt auch von den schwebenden Opistobranchiern.

Während die Limaciniden mit ihren dünnen, den Schneckenschalen ähnlichen Gehäusen nach Brandt zu kräftigen Ruderbewe-

Digitized by Google

gungen in horizontaler Richtung fähig sind und schräg im Wasser emporsteigen, sind die übrigen Pteropoden mit ihren nach unten nadelförmig zugespitzten, im Querschnitt kreisrunden oder abgeplatteten Schalen weniger zum freien Schweben als vielmehr zu Bewegungen in vertikaler Richtung geeignet. Mäßiges Flossenschlagen wird sie in der ihnen zuträglichen Wasserschicht halten, energischere Flügelbewegung senkrecht emporsteigen lassen, Aussetzen der Bewegung bringt sie rasch in tiefere Wasserschichten.

Im allgemeinen machen aber doch die Schwimmbewegungen vieler Pteropoden einen sehr unbeholfenen Eindruck. Namentlich die lange Schale der *Creseis* ist nach Schiemenz für das Schwimmen eine möglichst ungünstige: sie pendelt beständig hin und her, und wir können nun sehen, daß die anderen Pteropoden zu einer besseren Anpassung

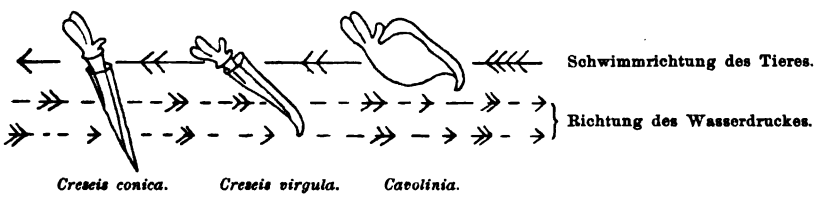


Fig. 142. Schwimmende Pteropoden. (Nach Schiemenz.)

an das Schweben im Wasser nach ganz verschiedenen Richtungen hin Schritte getan haben. Als solche Anpassungserscheinungen sind mit Schiemenz aufzufassen:

1. Fortschreitende Verkürzung der Schale.

2. Krümmung der Schalenspitze nach unten, wodurch bei seitlichem Wasserdruck eine Hebung derselben und damit eine allmähliche horizontale Lagerung des Körpers im Wasser erzielt wird. Die oben stehenden Abbildungen (Fig. 142) sollen die drei Etappen dieser Anpassung an drei Pteropodentypen illustrieren.

3. Verbreiterung der Schale.

4. Abkammerung der Schalenspitze und Anfüllen derselben mit Luft.

5. Endlich scheinen auch die Schleimhüllen, die zuweilen die vordersten Dreiviertel der Schale umhüllen, das Schweben der Tiere zu erleichtern.

Acera und *Tethys*, beide Benthosformen, vermögen sich bisweilen längere Zeit, durch einen zierlichen Serpentinentanz der breiten Fußlappen die eine, durch eigenartige schraubige Bewegungen des gallertigen Körpers die andere, im freien Wasser zu erhalten und kommen so dem Planktonfischer in die Hände. Seitlich kompreß ist weiter

Digitized by Google

der Körper der ausschließlich pelagisch lebenden Phyllirhoiden (Fig. 143).

Glaucus (Farbentafel, Fig. 3) schwimmt nach Simroth nicht mit Hilfe eines Schleimbandes, sondern seiner flossenartigen, gefiederten Seitenfortsätze; sie und der aufgequollene, abgeplattete Leib bieten so dem Wasser eine beträchtliche Fläche dar. Außerdem soll durch die regelmäßig vorkommenden Darmgase das Schwebvermögen erhöht werden; man wird hier „den ganzen Vorder- und Blinddarm mit seinen Verzweigungen in den Armen als eine höchst praktisch angebrachte Schwimmblase aufzufassen haben".

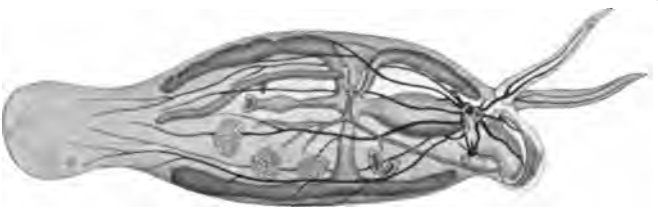


Fig 143.
Phyllirhoë bucephalum Lsr. (Nach Souleyet aus Lang, modifiziert.)

Während *Glaucus* noch fester Gegenstände bedarf (Janthinen, Velellen), an denen er seine langen Laichbänder befestigt, übergibt *Phyllirhoe* seine kurzen, vollkommen hyalinen Eierschnüre einfach dem freien Meere.

Nur ein Lamellibranchiate lebt vollkommen, auch im ausgewachsenen Zustande, planktonisch; es ist das die marine Muschel *Planktomya henseni* Simroth (Fig. 144); der stark rückgebildete Fuß (eine Folge des Nichtgebrauches), die nicht verkalkte Schale und die zahlreichen Fettkügelchen im Mantel sind als Anpassung an das pelagische Leben zu deuten.

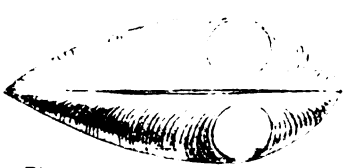


Fig. 144. *Planktomya henseni Simroth.* (Nach Simroth.)

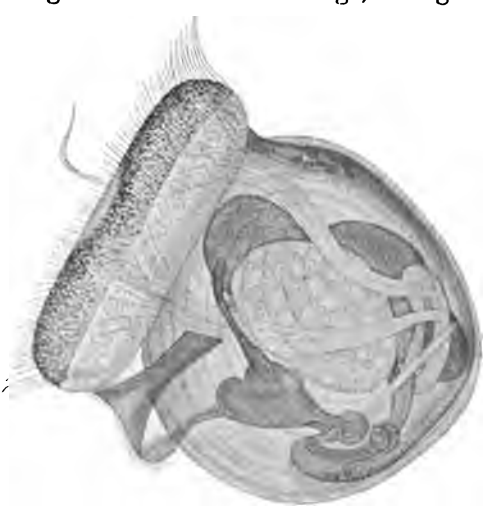


Fig. 145. *Trochophoralarve von Dreyssensia polymorpha Pall.* (Nach Meisenheimer.)

Dünne, noch kalkfreie Schalen, die anfangs wie ein kleiner Sattel

Digitized by Google

dem trochophoraähnlichen, mit Wimperkränzen versehenen Körper aufsitzen, und der mächtige Velarapparat ermöglichen den planktonischen Lamellibranchiatenlarven das Schweben im Wasser (Fig. 145).

Ein durchsichtiger, gelatinöser Körper, der zuweilen wie bei den Tiefseeformen der Cranchiaden (Fig. 146) pfeilähnlich in die Länge gestreckt ist, scheint für die Plankton-Cephalopoden charakteristisch zu sein. Papierdünn ist die Schale des auf der Meeresoberfläche treibenden „Papiernautilus", *Argonauta argo L.*

Fig. 146. Cephalopode aus der Familie der *Cranchiae* aus dem indischen Ozean. (Nach Chun.)

Fig. 147. *Cyphonautes.* (Nach Korschelt u. Heider.)

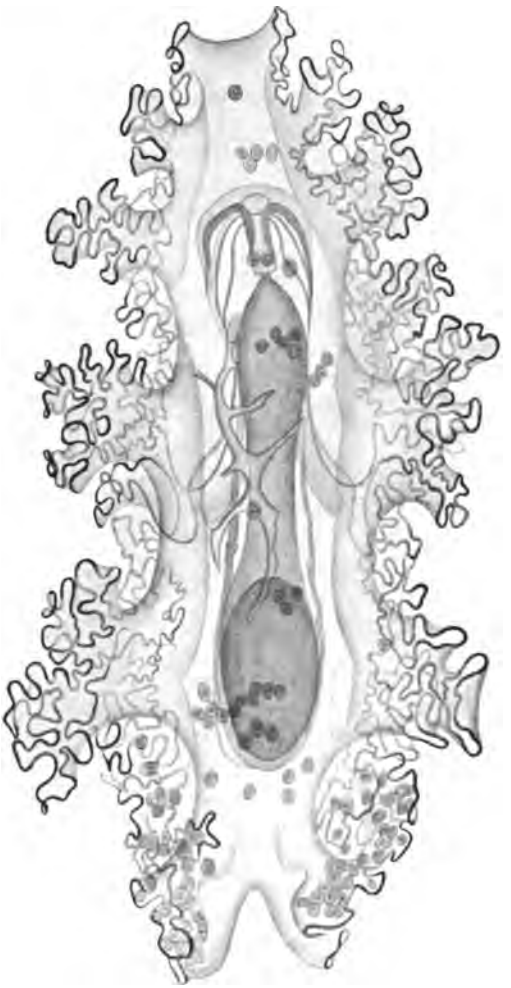


Fig. 148. *Auricularia nudibranchiata Chun.* (Nach Chun.)

Digitized by Google

Von den Molluscoideen ist die helmförmige *Actinotrocha*-Larve der *Phoronis* mit einem postoralen Kranz bewimperter Tentakel ausgestattet. Für die marine Bryozoenlarve *Cyphonautes* (Fig. 147) ist die seitliche Abplattung charakteristisch. „Die Bedeutung der seitlichen Kompression für das Tier wird sofort klar, wenn man es schwimmen sieht. Es stellt die größten Flächen möglichst horizontal, was besonders dann auffällt, wenn es in Spirallinien oder sich nach Art eines Drachens hin- und herwerfend „hinaufschraubt". Die seitliche Kompression ist also eine Schwebeanpassung. Eine solche scheint überall dort notwendig zu sein, wo durch Einsenkung der Oralregion das spezifische Gewicht einer Larve erhöht wird, wie z. B. bei *Pilidium* (Seitenlappen) und bei *Mitraria* (Fig. 120, S. 206) (Schwebestacheln). Die extreme Einsenkung der Oralregion dürfte als Schutzeinrichtung zu deuten sein" (Kupelwieser).

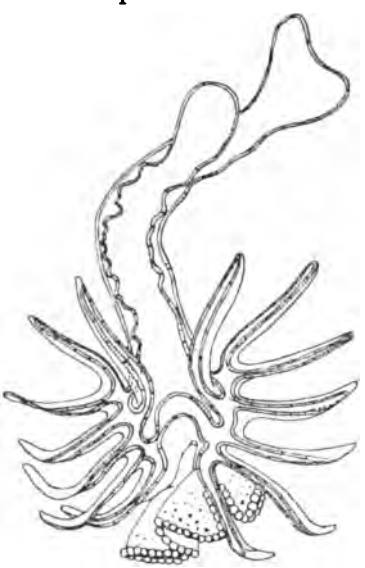


Fig. 149. *Bipinnaria von Luidia sarsi Düb. et Kor.* (Nach Joh. Müller aus Mortensen.)

Durch den Besitz von Schwebeborsten sind die planktonischen Brachiopodenlarven ausgezeichnet.

Unter den Larven der Ambulacralier sind die tönnchen- oder walzenförmigen Tornarien und Auricularien durch den Besitz einer oft vielfach gewundenen Wimperschnur dem Leben im freien Wasser angepaßt. Bei der großen *Auricularia nudibranchiata* (Fig. 148) kommt es nun zu einer komplizierten Aufkräuselung derselben und zwar nicht nur zum Zwecke einer leichteren Lokomotion, sondern nach Chun wohl auch aus Gründen der Respiration (Oberflächenvergrößerung) und sogar vielleicht auch zum Zwecke der besseren Ernährung.

Bei den *Bipinnaria*-Larven einiger *Luidia*-Arten (Fig. 149) scheinen die langen Fortsätze neben der Bedeutung für erhöhte Schwebfähigkeit durch Oberflächenvergrößerung jedenfalls wegen ihrer unzweifelhaft nachgewiesenen aktiven Beweglichkeit für die Lokomotion der Larve von Wert.

Das Vorhandensein eines larvalen Kalkskelettes bei den meisten Echinodermenlarven (durchaus fehlt es nur den Asteridenlarven, den

Digitized by Google

Bipinnarien) scheint sich auf den ersten Blick nur schwer mit der allgemeinen Tendenz der Planktonten, das spezifische Gewicht möglichst zu vermindern, in Einklang bringen zu lassen. Indessen fällt uns auf, daß das Skelett jedenfalls in Übereinstimmung mit seinem speziellen Zweck, den es zu erfüllen hat, mit tunlichster Materialersparung aufgebaut ist. Die Kalkrädchen der Auricularien treten gewöhnlich in geringer Zahl an den hinteren ohrförmigen Zipfeln auf und nur selten so massenhaft, „daß diese

Fig. 150. *Ophiopluteus von Ophiothrix fragilis Abgd.* (Nach Mortensen.)
Der Arm links ist nicht vollständig gezeichnet.

Partien am lebenden Tiere weißlich schimmern" (Chun). Dies gilt namentlich von der eben erwähnten *Auricularia nudibranchiata*, wo sie sowohl über die gesamte Rückenfläche wie auch über die Bauchfläche (wenn auch auf letzterer minder häufig) zerstreut vorkommen. Sie haben mit Rücksicht auf ihre Anhäufung im hinteren Teile der Larve offenbar den Zweck, diesen zu beschweren, und bedingen so die aufrechte Haltung der Larve (Chun).

Überdies scheinen die Larven der Holothurien wenigstens, wie schon Selenka angibt, bei der Bewegung nicht um ihre Längsachse,

Fig. 151. *Pelagothuria ludwigi Chun.* (Nach Chun.)

sondern um eine schräg zu dieser gelegenen Achse zu rotieren und so könnte man vielleicht die nicht selten asymmetrische Lagerung der Kalkrädchen mit der Regulation des Schwerpunktes in Beziehung bringen.

Bei den *Pluteus*-Larven dient das Skelett ursprünglich als Stütze der langen Arme und speziell bei dem *Ophiopluteus* (Fig. 150) haben die langen seitlichen Arme („hintere Lateralfortsätze" nach Mortensen)

Digitized by Google

wohl wieder den Körper im Gleichgewicht zu halten. Ihre Bedeutung als Balancierstange tritt am deutlichsten in jenen älteren Stadien zutage, in denen der junge Schlangenstern schon vollkommen ausgebildet und von dem Larvengerüst nichts mehr übriggeblieben ist als eben die beiden langen, hinteren Lateralfortsätze.

Bezeichnenderweise fehlen dem einzigen, heute auch im geschlechtsreifen Zustande planktonischen Echinoderm, der *Pelagothuria*

Fig. 152.
Sagitta hexaptera d'Orb. (Nach O. Hertwig.)

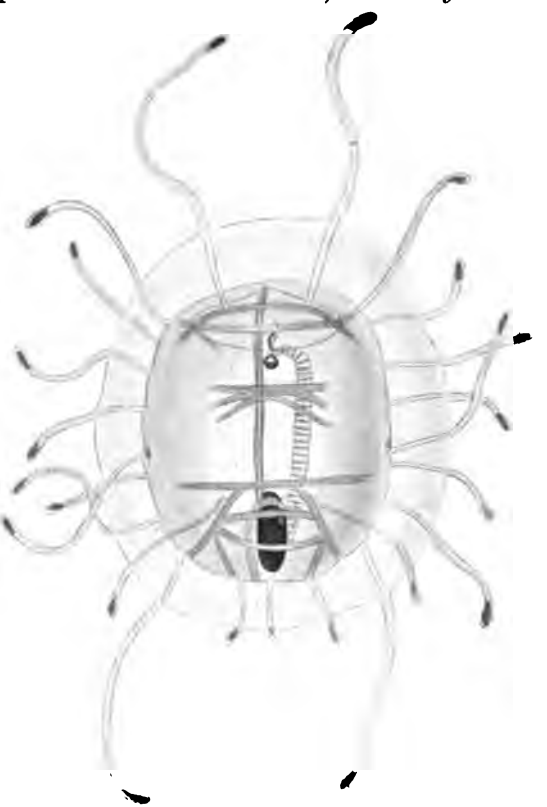


Fig. 153. *Salpa henseni Traustedt sol.*, vom Rücken gesehen. (Nach Apstein.)

(Fig. 151), die sonst für die Holothurien so typischen Kalkkörper vollkommen. Der weiche, gallertige Körper trägt eine mächtige, von 12 Tentakeln durchzogene Mundscheibe. Bei ruhigem Schweben wird der Mund stets nach oben gewendet.

Die Schwimmscheibe wird bald horizontal ausgebreitet getragen, bald gegen den wurmförmigen Hinterkörper eingeschlagen. „Die Be-

Digitized by Google

wegungen geschehen so langsam, daß keinesfalls (hierzu ist auch die Muskulatur viel zu zart) durch pumpende Bewegungen nach Art der Medusen eine Ortsveränderung erfolgt" (Chun). Auch die jurassische Crinoidengattung *Saccocoma* soll nach Jaeckel ein reduziertes Kalkskelett besessen und pelagisch gelebt haben. Der Kelch bildete einen dünnwandigen, elastischen Sack, an den Armen hatten sich flügelartige Fortsätze entwickelt, welche das Tier zum Schweben befähigten (J. Walther).

Anhangsweise möge an dieser Stelle noch auf eine Gruppe typischer mariner Planktonten, die Chaetognathen (Fig. 152) verwiesen sein. Der stabförmig gestreckte Körper dieser „Pfeilwürmer" ermöglicht ihnen längeres, horizontales Schweben. Die Vorwärtsbewegung im Wasser erfolgt bekanntlich vermittels der vier longitudinalen Muskelzüge, von denen zwei dorsal und zwei ventral gelegen sind. „Dieselben wirken antagonistisch zueinander, indem durch ihre Verkürzung das Körperrohr abwechselnd nach oben und nach unten gekrümmt und so der Körper unter Mitwirkung der horizontal gestellten Flossen vorwärts geschnellt wird" (O. Hertwig).

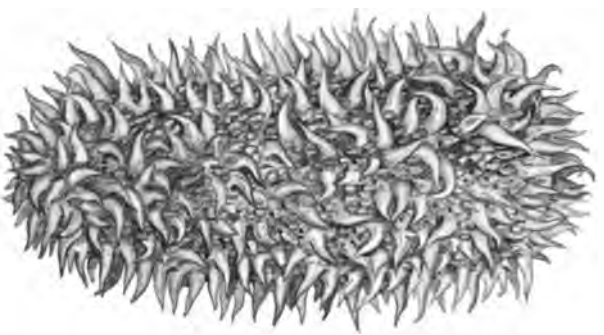


Fig. 154.
Pyrosoma giganteum Lsr. (Original, gez. v. L. Müller-Mainz.)

Alle planktonischen Tunicaten zeigen starke gallertige Aufquellung. Die solitären Salpen sind tonnenförmig. Zuweilen tragen lange, hintere Fortsätze zur Erhöhung der Schwebfähigkeit bei. Von einem Kranz langer, dünner Fortsätze umgeben ist die eigenartige *Salpa henseni* (Fig. 153); ihr Körper ist ziemlich flach, der Mantel sehr dick (Apstein). Sie erscheint also in vorzüglichster Weise angepaßt. Langgestreckte Säcke stellen die Kolonien der Feuerwalzen (Pyrosomen, Fig. 154) dar, während die Salpenketten als oft meterlange Bänder im Wasser schweben.

Mit mächtigen Mantelfortsätzen sind die jungen Kolonien der Pyrosomen ausgestattet. Die Bedeutung dieser larvalen Mantelfortsätze kann nach Seeliger nicht zweifelhaft sein: es wird durch sie eine Oberflächenvergrößerung hervorgerufen, die gerade für die jüngsten

Digitized by Google

Kolonien von Wichtigkeit ist, da die Eigenbewegung, wenn sie überhaupt statthat, nur eine verschwindend kleine sein kann. Allmählich treten beim Wachstum der ganzen Kolonie jene larvalen Mantellappen immer mehr zurück und schwinden schließlich ganz.

Ein höchst eigenartiges Gebilde ist das Gehäuse der Appendicularien, speziell der Oicopleuren (Fig. 155), das eine gallertige, cuticulare, wasserklare Ausscheidung des Rumpfepithels darstellt, die periodisch abgeschieden, zum Gehäuse entfaltet, später aber abgeworfen

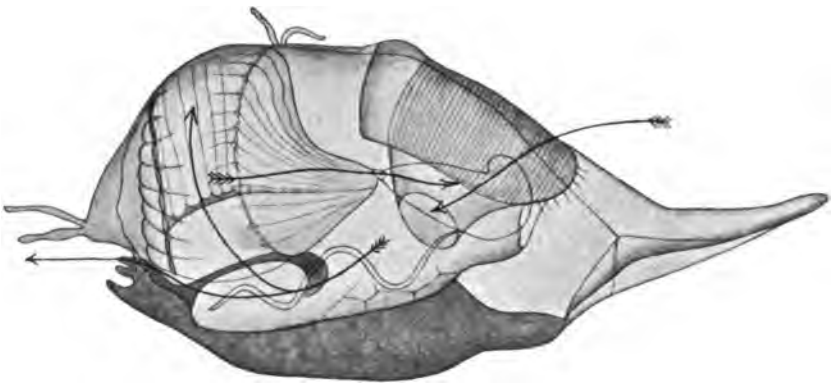


Fig. 155. Seitenansicht eines Gehäuses von *Oikopleura albicans Leuck.* (Nach Lohmann.)

(Die Appendicularie ist in ihrer natürlichen Lage eingezeichnet.) Die Pfeile geben die Hauptbahnen des im Gehäuse zirkulierenden Wassers an:

1. rechter Pfeil: Bahn des eintretenden Wassers. Die (paarigen) Einströmungstrichter sind durch ein feines Gitterwerk nach außen abgeschlossen;
2. linker (Doppel-)Pfeil: Bahn des die „Schwanzkammer" durchströmenden Wassers, welches z. T. (untere Pfeilspitze) durch die Ausflußöffnung das Gehäuse als Strahl verläßt und das Gehäuse vorwärts treibt, z. T. (obere Pfeilspitze) in die „Zwischenflügelkammern" eintritt und von da in den Fangapparat fließt und hier seiner Schwebkörper beraubt wird;
3. mittlerer Pfeil: Bahn des in den Kiemenkorb der Appendicularie eintretenden Nahrungsstromes.

und durch eine neue ersetzt wird. „Während die gehäuselosen Appendicularien unter sehr energischen Schwanzbewegungen schräg oder senkrecht emporschwimmen, dann plötzlich jede Bewegung einstellen, langsam umkippen und mit dem Rumpf voran langsam niedersinken, um nach kurzer Zeit dieses vergebliche Spiel von neuem zu beginnen, schweben die Copelaten im Gehäuse langsamer oder schneller in ganz beliebigen Kurven auf und nieder, nach rechts und nach links durch das Wasser, und ihr Schwanz, der im spitzen Winkel zum Rumpf nach vorn (mundwärts) gerichtet ist, führt gleichmäßige Undulationen aus; von Zeit zu Zeit hören dieselben auf, dann bleibt sofort auch das Tier und das Gehäuse stehen; kurzum im Gehäuse ist das Verhalten des Tieres ruhig, außerhalb des Gehäuses stürmisch und er-

Digitized by Google

schöpfend" (Lohmann). Auffallend breit ist der Ruderschwanz der Tiefseeappendicularie *Bathochordaeus*.

Als Schwebeeinrichtungen planktonischer Tunicateneier endlich werden die Schaum- oder Follikelzellen an den Eiern solitärer Ascidien aufgefaßt.

Auch an pelagischen Fischeiern hat man bereits einen funktionell ähnlichen Schwebeapparat gefunden: die Eier der Scomberesociden (Fig. 156) sind mit Fadenanhängen versehen, die aber hier natürlich nicht mehr wie bei denen der verwandten Hornhechte, *Rhamphistoma belone* (*L.*), „zum Befestigen der Eier untereinander und am Grunde dienen, sondern zu steif abstehenden Borsten umgestaltet, die Schwebfähigkeit der Eier erhöhen" (Lohmann).

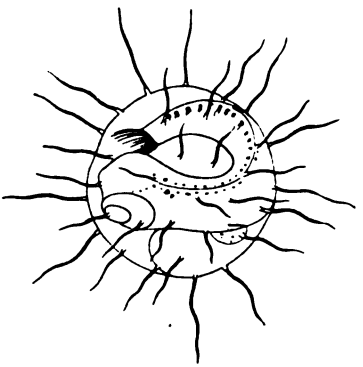


Fig. 156. *Scomberesocidenei.* (Nach Lohmann.)

Einem gleichen Zweck haben vielleicht auch die gallertigen Substanzen der *Lophius*-Eier zu dienen, denn „die Eier dieses Fisches schwimmen und sind dabei gewöhnlich in riesigen Mengen von über einer Million zu langen Bändern aus gelatinöser Masse vereinigt. Diese Bänder sind zirka 10 m und darüber lang, 15 bis 45 cm breit (an den Enden gewöhnlich schmäler) und nur etwa 3 mm dick, so daß die Eier alle in einer Schicht nebeneinander liegen . . . Es sollen aber auch isoliert schwimmende Eier vorkommen" (Ehrenbaum).

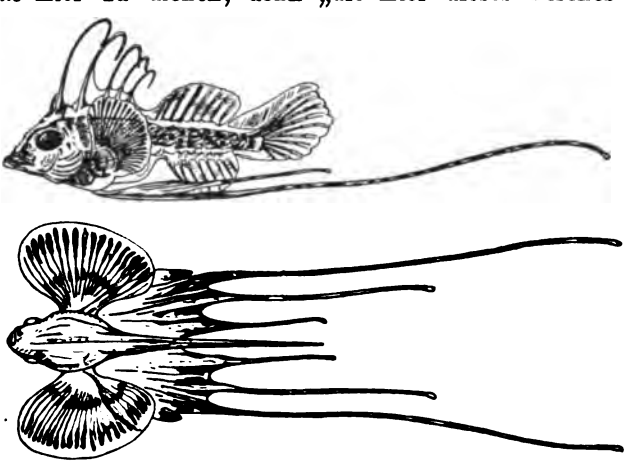


Fig. 157. Larve von *Lophius piscatorius L.* von 30 mm Länge, von der Seite und von oben gesehen. (Nach Agassiz aus Ehrenbaum.)

Sehr häufig werden in den Fischeiern Ölkugeln, eine oder mehrere

Digitized by Google

in jedem Ei, angetroffen, allein da diese auch bei festsitzenden Eiern vorkommen, werden sie vielleicht doch nicht ausschließlich als Schwebeapparat anzusehen sein.

Als auffallendste Anpassung der Fischlarven an das Schweben mögen in erster Linie die breiten, an die Flügel exotischer Falter erinnernden Flossen des jungen *Lophius* angeführt werden (Fig. 157). Flügelartig verbreitert erscheinen, abgesehen von den echten Flugfischen, auch die Brustflossen der Triglalarven. Sonst finden wir noch Oberflächenvergrößerung, herbeigeführt durch seitliche Abplattung, die zu scheiben- und bandförmigen Tieren führt, bei Larven sowohl wie bei ausgewachsenen Fischen des Pelagials. Als Beispiele mögen dienen die jungen Plattfische (Fig. 171, S. 272), die als *Leptocephalus* bekannte Jugendform der Aale, die *Trachypterus*-Arten (Bandfische). Endlich tritt uns unter den pelagischen Fischen vielfach wieder der schon so oft beobachtete Stabtypus entgegen, so beim Hornhecht, bei *Nerophis* und *Syngnathus*. Die Seenadeln lassen sich nach Brandt zuweilen bewegungslos, horizontal liegend im Wasser treiben. Besonders häufig scheinen, vor allem nach den Ergebnissen der Valdiviaexpedition zu schließen, die pelagischen Seefische zur Streckung des Körpers, oft in extremer Weise, zu neigen. *Dactylostomias*, *Macrostomias* und *Megalopharynx* mögen als Beispiele angeführt sein. Dabei ist das Skelett kalkarm, knorpelig, das Bindegewebe gallertig.

Literatur.

1. Apstein, C. Die Thaliaceen der Plankton-Exp. In: Erg. d. Pl.-Exp. Bd. 2. E. a. B. 1894.
2. Apstein, C. (s. p. 97 Nr. 3).
3. Apstein, C. (s. p. 120 Nr. 2).
4. Bachmann, H. (s. p. 17 Nr. 2).
5. Bally, W. Über Gallertbildung bei Chaetoceras-Arten. Berichte d. Deutsch. bot. Ges. Bd. 26 a. 1908.
6. Biedermann, R. Über die Struktur der Tintinnen-Gehäuse. Dissertation. Kiel 1892.
7. Brandt, K. (s. p. 46 Nr. 7).
8. Brandt, K. Über Anpassungserscheinungen u. Art der Verbreitung von Hochseetieren. In: Krümmel, Reisebeschreibung. Ergebn. d. Pl.-Exp. Bd. 1. A. 1892.
9. Brandt, K. Über die Ursache des geringen spezifischen Gewichtes der Vacuolenflüssigkeit bei Meerestieren. Biol. Cbl. Bd. 15. 1895.
10. Brandt, K. Biologische u. faunistische Untersuchungen an Radiolarien u. a. pelagischen Tieren. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. 9. 1895.
11. Brandt, K. Die Tintinnodeen. Erg. d. Pl.-Exp. Bd. 3. L. a. 1906/07.
12. Burckhardt, G. (s. p. 71 Nr. 6).

Digitized by Google

13. Chun, C. (s. p. 71 Nr. 9).
14. Chun, C. (s. p. 161 Nr. 17).
15. Chun, C. (s. p. 17 Nr. 4).
16. Ehrenbaum, E. Eier und Larven von Fischen. Nord. Plankton. 4. Lfg. 1905. 10. Lfg. 1909.
17. Fischer, A. Untersuchungen ü. d. Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Jena 1897.
18. Fischer, A. Die Zelle der Cyanophyceen. Botan. Zeitg. 1. Abt. 1905.
19. Fischer, B. (s. p. 120 Nr. 14).
20. Giesbrecht, W. Systematik u. Faunistik d. pelag. Copepoden. Fauna u. Flora Neapel. Bd. 19. 1892.
21. Graeter, A. Die Copepoden d. Umgebung v. Basel. Revue suisse de Zoologie. Bd. 11. 1903.
22. Haecker, V. Pelagische Polychaetenlarven. Z. f. wiss. Zool. Bd. 62. 1896.
23. Haecker, V. Polychaeten- u. Achaetenlarven. Erg. d. Pl.-Exp. Bd. 2. H. d. 1898.
24. Haecker, V. Pelagische Polychaetenlarven. Biol. Cbl. Bd. 18. 1898.
25. Haecker, V. Bericht ü. d. Tripyleen-Ausbeute d. d. Tiefsee-Exp. Verh. d. Deutsch. zool. Ges. 1904.
26. Haecker, V. Ü. d. biolog. Bedeutung d. feineren Strukturen d. Radiolarien-Skelettes. Jen. Z. f. Naturw. Bd. 39. N. F. Bd. 32. 1905.
27. Hertwig, O. Die Chaetognathen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 15. 1880.
28. Karsten, G. Das Phytoplankton d. antarkt. Meeres n. d. Materiale d. d. Tiefsee-Exp. Wiss. Erg. Bd. 2. 1905.
29. Klebahn, H. Über Wasserblüten bildende Algen u. über das Vorkommen von Gasvacuolen bei den Phycochromaceen. Forschungsber. Plön. Bd. 4. 1896.
30. Kofoid, C. A. Dinoflagellata of the San Diego Region. University of Calif. publ. Zoology. Bd. 3. Nr. 6. 1906.
31. Kofoid, C. A. A discussion of species charact. in Triposolenia. Univ. of Calif. publ. Zoology. Bd. 3. Nr. 7. 1906.
32. Kofoid, C. A. On the significance of the asymmetry in Triposolenia. Univ. of Calif. publ. Zoology. Bd. 3. Nr. 8. 1906.
33. Kofoid, C. A. Exuviation, autotomy and regeneration in Ceratium. Univ. of Calif. publ. Zoology. Bd. 4. Nr. 6 u. 7. 1908.
34. Kruckenberg, C. F. W. Ü. d. Wassergehalt d. Medusen. Zool. Anz. 1880.
35. Kruckenberg, C. F. W. Das org. Substrat d. Medusenkörpers. Vgl. Studien 2. R. 1. Abt. 1882.
36. Kupelwieser, H. Unters. ü. d. fein. Bau u. d. Metamorphose des Cyphonautes. Zoologica. H. 47. 1905.
37. Lautenborn, R. Gallerthüllen bei loricaten Plankton-Rotatorien. Zool. Anz. Bd. 33. 1908.
38. Lohmann, H. Halacarinen. Erg. d. Pl.-Exp. Bd. 2. G. a. β. 1893.
39. Lohmann, H. Appendicularien. Erg. d. Pl.-Exp. Bd. 2. E. c. 1896.
40. Lohmann, H. Eier u. sog. Cysten. Erg. d. Pl.-Exp. Bd. 4. N. 1904.
41. Mielk, W. Untersuchungen an Acanthometriden d. pac. Oc. Zool. Anz. Bd. 30. 1906.

Digitized by Google

42. Molisch, H. Über zwei neue Purpurbakterien mit Schwebekörperchen. Bot. Ztg. Bd. 12. 1906.
43. Mortensen, Th. Echinodermenlarven. Erg. d. Pl.-Exp. Bd. 2. J. 1898.
44. Mrázek, Al. Fliegende Crustaceen. Zool. Anz. Bd. 18. 1895.
45. Müller, C. W. Ostracoda. Erg. d. deutsch. Tiefsee-Exp. Bd. 8. 1906.
46. Oltmanns, F. Morphologie u. Biologie d. Algen. I. u. II. Bd. Jena, G. Fischer, 1904. 1905.
47. Ostenfeld, C. H. Phytoplankton from the sea around the Faeroes. Botany of the Faeroes. 1903.
48. Ostroumoff, A. Ein fliegender Copepode. Zool. Anz. Bd. 17. 1894.
49. Ostroumoff, A. Springen oder Fliegen. Zool. Anz. Bd. 18. 1895.
50. Popofsky, A. Acanthometriden. Erg. d. Pl.-Exp. B. 3. L. f. α. 1904.
51. Rhumbler, L. Foraminiferen. Nord. Pl. 1. Lfrg. 1901.
52. Schiemenz, P. Pteropoden. Erg. d. Pl.-Exp. Bd. 2. F. b. 1905.
53. Schröder, B. (s. p. 121 Nr. 45).
54. Schröder, B. Unters. ü. d. Gallertbildungen d. Algen. Verh. naturw. med. Ver. Heidelberg 1902.
55. Schröder, B. Ü. d. Schleim u. seine biolog. Bedeutung. Biol. Cbl. Bd. 23. 1903.
56. Schütt, Fr. Das Pflanzenleben der Hochsee. In: Krümmel, Reisebeschreibung. Erg. d. Pl.-Exp. Bd. 1. A. 1892.
57. Scourfield, D. J. Note on Scapholeberis mucronata and the surface film of water. Journ. Quekett microsc. club. April 1900.
58. Scourfield, D. J. Hydra and the surface film of water. Journal Quekett micr. club. Nov. 1904.
59. Seeliger, O. Pyrosomen. Erg. d. Pl.-Exp. Bd. 2. E. b. 1895.
60. Selenka, E. Zur Entwicklung der Holothurien. Z. f. wiss. Zool. Bd. 27. 1876.
61. Simroth, H. Gastropoden. Erg. d. Pl.-Exp. Bd. 2. F. d. 1895.
62. Simroth, H. Acephalen. Erg. d. Pl.-Exp. Bd. 2. F. e. 1896.
63. Stingelin, Th. (s. p. 48 Nr. 46).
64. Strodtmann, S. Die Anpassung d. Cyanophyceen an d. pelagische Leben. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 1. 1895.
65. Strodtmann, S. Die Ursache d. Schwebvermögens bei den Cyanophyceen. Biol. Cbl. Bd. 15. 1895.
66. Strodtmann, S. Bemerkungen zu den Lebensverhältnissen d. Süßwasserplanktons. Forschungsb. Plön. Bd. 3. 1895.
67. Timm, R. (s. p. 98 Nr. 37).
68. Voigt, M. Über eine Gallerthaut bei Asterionella gracillima . . . . Biol. Cbl. Bd. 21. 1901.
69. Walter, J. Über d. Lebensweise fossiler Meerestiere. Z. d. Deutsch. geolog. Ges. 1897.
70. Wesenberg-Lund, C. (s. p. 84 Nr. 23).
71. Wesenberg-Lund, C. Culex—Mochlonyx—Corethra, eine Anpassungsreihe. Intern. Revue d. ges. Hydrobiol. Bd. 1. 1908.
72. Woltereck, R. Zweite Mitteilung ü. d. Hyperiden d. d. Tiefsee-Exp. Zool. Anz. Bd. 27. 1904.
73. Zacharias, O. Z. K. d. Planktons sächsischer Fischteiche. Forschungsb. Plön. Bd. 7. 1899.
74. Zacharias, O. Flottierende Synchaeten-Eier. Biol. Cbl. Bd. 21. 1901.

Digitized by Google

2. Die Theorie des Schwebens.

Nachdem wir nun die Schwebefähigkeit als die wichtigste Anpassungserscheinung des Planktons kennen gelernt haben, wird es im folgenden unsere Aufgabe sein, den Begriff des Schwebens vom rein physikalischen Standpunkte zu beleuchten. Nach den wertvollen Vorarbeiten von Brandt, Schütt, Chun, Wesenberg-Lund u. a. ist es das Verdienst Ostwalds, zum ersten Male die Grundfrage der Planktologie ausführlich behandelt zu haben. Wir werden daher künftig auch hauptsächlich den Ausführungen dieses Autors zu folgen haben.

Wenn wir zunächst unter den Planktonten alle jene Organismen beiseite lassen, die wie manche Siphonophoren oder *Glaucus, Janthinen* (s. Farbentafel) im Meere, *Scapholeberis* (Fig. 47, S. 116), wenigstens periodisch, im Süßwasser direkt am Wasserspiegel sich aufhalten, so werden wir als „Schweben" alle jene Vorgänge zu verstehen haben, welche sich als Sinkvorgänge von außerordentlich geringer Sinkgeschwindigkeit auffassen lassen; das Sinken ist also ein Oberbegriff des Schwebens. Die Hauptbedingung des Sinkens im Wasser ist aber, daß ein Körper spezifisch schwerer als Wasser ist: er muß, da er ja nach dem archimedischen Prinzip so viel an Gewicht im Wasser verliert, als das von ihm verdrängte Wasservolumen wiegt, ein Übergewicht besitzen. Diesem Übergewicht ist die Sinkgeschwindigkeit proportional. Das Übergewicht des sinkenden Körpers ist aber noch abhängig von der Temperatur und dem Gehalt des Wassers an gelösten Stoffen (Gasen und Salzen), doch ist in unserem Falle nur der Salzgehalt des Wassers von Einfluß, die beiden anderen Faktoren sind kaum von Belang.

Neben dem Übergewicht spielt aber noch der „Formwiderstand" oder der „äußere Reibungswiderstand" des sinkenden Körpers eine wichtige Rolle; für den Formwiderstand kommen folgende zwei Faktoren in Betracht: die relative oder spezifische Oberfläche des sinkenden Körpers, d. h. das Verhältnis von absoluter Oberfläche und Volumen und seine Projektionsgröße.

Wir können sagen, daß die Sinkgeschwindigkeit proportional ist der spezifischen Oberfläche des Körpers, d. h. es werden im allgemeinen kleinere Körper infolge ihrer verhältnismäßig großen Oberfläche und der dadurch bedingten größeren Reibung meistens langsamer sinken als ähnlich geformte größere von demselben Übergewicht. Weiters werden aber auch diejenigen Körper langsamer absinken, welche eine größere Vertikalprojektion oder einen größeren Quer-

Digitized by Google

schnitt besitzen. „Man sieht, daß hier vor allen Dingen der Winkel, unter dem die einzelnen Flächen des sinkenden Körpers zu seiner Bewegungsrichtung stehen, zu berücksichtigen ist. Und zwar läßt sich zunächst zeigen, daß die Arbeit, welche der Widerstand des Wassers pro Flächeneinheit leistet, am größten ist, wenn der Winkel zur Bewegungsrichtung ein rechter ist."

Dem Übergewicht und dem Formwiderstand, diesen beiden inneren oder biologischen Faktoren, steht nun noch ein dritter Faktor gegenüber, und dieser dritte, äußere Faktor ist in der Viscosität, der spezifischen Zähigkeit oder der inneren Reibung des Wassers gegeben. Wir erkennen diesen Faktor, wenn wir z. B. die Geschwindigkeiten vergleichen, mit denen ein und derselbe Körper einmal in Äther, das andere Mal in Pech sinkt. Man könnte meinen, daß der Unterschied des spezifischen Gewichtes der Flüssigkeiten die Differenz der Sinkgeschwindigkeiten hervorrufe, allein diese Differenzen bleiben auch bestehen bei dem Vergleich spezifisch gleich schwerer Flüssigkeiten, z. B. einem Alkohol und geschmolzenem Harz oder Wachs, und wir werden daher diesen die Sinkgeschwindigkeit unabhängig von dem Übergewicht beeinflussenden Faktor als von der chemischen Beschaffenheit des Mediums beeinflußt zu betrachten haben. Da es sich für uns immer nur um Sinkvorgänge im Wasser handelt, so kommen nur Salz- und Gaslösungen in Betracht; der Einfluß der letzteren ist sehr gering, der Salzgehalt indessen beeinflußt die innere Reibung sehr beträchtlich. So beträgt nach Messungen von A. Genthe und W. Ostwald der Einfluß des NaCl pro 1% Salz ca. 1,7—3,6%, d. h. in einer ungefähr konzentrierten Salzlösung ist z. B. die Sinkgeschwindigkeit eines Körpers nur halb so groß oder noch geringer als in reinem Wasser. Auch die Temperatur ist von Bedeutung, und zwar nimmt mit dem Steigen derselben die innere Reibung ab; so ist z. B. die Sinkgeschwindigkeit eines Körpers bei 25° noch einmal so groß als bei 0°.

Ordnen wir die angeführten, die Sinkvorgänge beeinflussenden physikalischen Faktoren zu einer Formel, so ist:

$$\text{Formel A:}\quad \text{Sinkgeschwindigkeit} = \frac{\text{Übergewicht}}{\text{Formwiderstand} \times \text{innere Reibung}}.$$

Bezeichnen wir mit Haecker das Übergewicht als Differenz zwischen dem spezifischen Gewicht des sinkenden Körpers (s) und dem der Flüssigkeit (ca. 1) mit .... $(s - 1)$, den Formwiderstand als den Quotienten aus dem Querschnitt (q) und dem Volumen (v) mit $\cdots \frac{(q)}{(v)}$, wobei die Klammern ganz allgemein andeuten sollen, daß

Digitized by Google

die Koeffizienten q und v in der ersten oder in einer höheren positiven Potenz auftreten; bezeichnen wir weiters die innere Reibung einer salzhaltigen Flüssigkeit als den Quotienten aus Salzgehalt (S) und Temperatur $(t) \cdots \frac{(S)}{(t)}$, so ergibt sich bei Vernachlässigung der Abhängigkeit des Übergewichtes von Salzgehalt und Temperatur die Gleichung:

Formel B: $$\text{Sinkgeschwindigkeit} = (s-1) \cdot \frac{(v)}{(q)} \cdot \frac{(t)}{(S)}.$$

Der Körper wird schweben, wenn die Sinkgeschwindigkeit = 0 ist. Für das Schwebvermögen unserer Planktonten gilt also die Formel:

$$(s-1) \cdot \frac{(v)}{(q)} \cdot \frac{(t)}{(S)} = \text{Min.},$$

oder

$$\frac{1}{(s-1)} \cdot \frac{(q)}{(v)} \cdot \frac{(S)}{(t)} = \text{Max.}$$

Versehen wir noch die einzelnen Koeffizienten mit den Indices k (Körper) und m (Medium), so erhalten wir in übersichtlicher Weise als Schwebebedingung eines Planktonten die Gleichung:

Formel C: $$\frac{1}{(s-1)} \cdot \frac{(qk)}{(vk)} \cdot \frac{(Sm)}{(tm)} = \text{Max.}$$

Damit also ein Sinkvorgang zu einem Schwebevorgang wird, damit ein Körper schwebt, muß der Quotient aus Übergewicht und innerer Reibung mal Formwiderstand ein Minimum betragen; oder mit anderen Worten: das Schwebvermögen nimmt zu mit steigendem Querschnitt und Salzgehalt, sowie mit vermindertem Übergewicht, Volumen und sinkender Temperatur.

Die theoretischen Betrachtungen tragen wesentlich zum Verständnis der Morphologie planktonischer Lebewesen bei; ihre Formgestaltung erscheint uns nicht mehr lediglich als das Resultat der „Launen einer künstlerisch schaffenden Natur", sondern läßt sich aus den heute gegebenen lokalen Verhältnissen rein physikalisch verstehen. Die Anpassungserscheinungen des Planktons, wie sie uns gegenwärtig entgegentreten, sind in bestimmten Richtungen vorschreitende regulatorische Einrichtungen der Organismen und stellen in ihrer heutigen Ausbildung offenbar den Endpunkt einer langen geschichtlichen Entwicklung dar.

Unter den früher aufgezählten Faktoren, die das Schwebevermögen des Planktons beeinflussen, ist die innere Reibung nach Ostwald[1])

1) Schon vor Chun und Ostwald hatte C. Schröter (1901) auf die Bedeutung der „inneren Reibung" hingewiesen.

Digitized by Google

der bedeutungsvollste und zugleich wegen der Variationen der Temperatur und der Konzentration des Wassers auch der variabelste. Nur in der Antarktis kann man sie nach Karsten wegen der verhältnismäßig konstanten Temperatur- und Salzgehaltzahlen als konstanten Faktor betrachten; es handelt sich hier daher nur um Übergewicht und Formwiderstand. Dieser wird bei den meisten antarktischen Phytoplanktonten vergrößert durch übermäßige Längsdehnung einer der Zellachsen mit Hilfe von zahlreichen weit abspreizenden Borsten und Haaren oder einfach durch Verkettung vieler Individuen zu langgestreckten Bändern und Fäden, das Übergewicht wird bei den antarktischen Coscinodiscen, welche dickwandige Zellen haben, verringert durch die infolge Aufnahme der entsprechenden Anzahl von Kohlensäuremolekülen spezifisch leichtere Vakuolenflüssigkeit.

Der Unterschied in der Ausbildung der Schwebevorrichtungen ist bei den marinen Planktonten zuweilen in den verschiedenen Stromgebieten ein ganz auffallender. So konnte auch Chun während der deutschen Tiefsee-Expedition beobachten, daß beim Übergang aus dem Guineastrom in den Südäquatorial an einem Tage „wie mit einem Schlage" die für ersteren charakteristischen, langgehörnten Ceratien verschwanden und von nun ab andere Arten, die nach dem Typus des *Ceratium lunula* mit ganz kurzen Fortsätzen versehen waren, zur Alleinherrschaft gelangten; für diese Formunterschiede ist nicht nur die höhere Temperatur des Guineastromes, sondern auch sein geringerer Salzgehalt in Rechnung zu ziehen. „Denn die innere Reibung wird bei geringerem Salzgehalt etwas — wenn auch nur wenig — herabgesetzt: ein Umstand, der wiederum auf die Verlängerung der die Reibungswiderstände vermehrenden Fortsätze von Guineastromformen zurückwirkt" (Chun).

Sehr auffallend sind die Größenunterschiede, die einzelne Planktonten in verschiedenen Breiten aufweisen. So findet Stingelin, „daß die tropischen Süßwasserformen ... allgemein, wenn auch mit europäischen Arten identisch, nicht, wie man etwa erwarten könnte, größer und üppiger, sondern durchweg kleiner sind."

Bezüglich der Süßwasser-Ceratien kommt Bachmann zu der Ansicht, daß die Variationsbreite der schottischen Ceratienformen geringer ist als diejenige der schweizerischen. Als spezielles Beispiel unter den Diatomeen erwähne ich die *Asterionella gracillima* (Fig. 95 S. 193) der Ostalpen. Nach den Untersuchungen von Brehm und Zederbauer beträgt die Länge derselben in südlichen, verhältnismäßig warmen Seen (Garda-, Loppiosee) 80—100 μ, in den Kärntner Seen 60—80 μ, in den Seen der nördlichen Kalkalpenzone 40—75 μ,

Digitized by Google

im Erlauf- und Lunzersee 30—50 μ. Das gleiche Verhalten zeigt *Fragilaria crotonensis* (Fig. 10 S. 25).

Auch im marinen Plankton finden sich merkbare Größenunterschiede, und zwar sind hier die nordischen Formen die größeren, wie folgende, von Aurivillius gegebene Zusammenstellung zeigt:

Arktische Formen	Im Arktischen Meere	In der Nordsee
Ceratium tripos O. F. M., *var. arctica* Ehrenb.	0,56 mm = Abstand zw. d. Enden d. Hinterhörner	ca. 0,3 mm = derselbe Abstand
Tintinnus denticulatus Ehrb.	0,5 mm (W.-Grönland)	0,2—0,3 mm (Febr., Juni)
Calanus hyperboreus Krøyer	9 „ (W.-Grönland)	6,5 mm (Febr., Oberfläche)
Euchaeta norvegica Boeck	12 „ („Nordmeer")	5,5 „ (Febr., in 70 m Tiefe)
Metridia longa Lubbock	5 „ (W.-Grönland)	4,5 „ (Febr., 0 u. 280 m Tiefe) 3,5 „ (Juni, 175 m Tiefe)
Limacina helicina Phipps.	7 „ (W.-Grönland)	4 „ (Küste Norwegens)
Clione limacina Phipps.	36 „ (O.-Grönland)	20 „ (Jan., Oberfläche)

Besonders wertvoll sind uns hier die Untersuchungen Haeckers an Radiolarien, einer Formenwelt, „deren unerschöpfliche Mannigfaltigkeit seit Haeckels »Challenger Report« geradezu sprichwörtlich geworden war und in welcher die alte Vorstellung von einer schrankenlosen, gleichsam spielenden Gestaltungskraft der organischen Natur einen letzten Rückhalt zu finden schien." Haecker gelang es, bei den Challengeriden, Conchariden, Aulosphaeriden, Sagosphaeriden u. a. Radiolarien bestimmte Volumsunterschiede zwischen den Kalt- und Warmwasserformen in unzweideutiger Weise festzustellen. Durchgehends sind die ersteren Riesen-, die letzteren Zwergformen. Aber auch Verschiedenheiten im Salzgehalt scheinen nicht ohne Einfluß zu sein; so möchte wenigstens Popofsky die geographisch feststellbaren Formabweichungen bei den Acanthophracten, wie sie sich z. B. zwischen Atlantik und Mittelmeer unterscheiden lassen, dem Einfluß des höheren Salzgehaltes im Mittelmeer zuschreiben. Jedenfalls zeichnen sich die Mittelmeerformen durch einen größeren Körperdurchmesser aus, und ganz besonders macht sich die Vergrößerung im pazifischen Ozean geltend.

Nicht nur in horizontaler, auch in vertikaler Richtung, gegen die tieferen Wasserschichten läßt sich eine gleichsinnige Volumverschiedenheit feststellen: auch in der Tiefsee treten Riesenformen auf.

So lebt nach Lo Bianco im Neapler Golf die nur 15 mm lange *Sagitta bipunctata* an der Oberfläche, *Sagitta enflata* mit 20 mm Körperlänge tiefer in der „Schattenzone", *Sagitta magna* aber, die bis 60 mm lang werden kann, in der Tiefe. Ähnliche Beispiele liefern uns *Euchaeta, Calanus finmarchicus* (Fig. 37 S. 92) nach Thompson, *Conchoecia* (Fig. 124 S. 207), *Sergestes, Tomopteris* (Fig. 119 S. 205) u. v. a.

Digitized by Google

Im speziellen zeigen die vorerwähnten Challengeriden in drei Tiefenschichten folgende Größenzunahmen:

Challengeriden in 40— ca. 400 m Tiefe ... 0,110—0,155 mm
„ „ 400— „ 1000 „ „ ... 0,215—0,275 „
„ „ 1000— „ 5000 „ „ ... 0,330—0,575 „

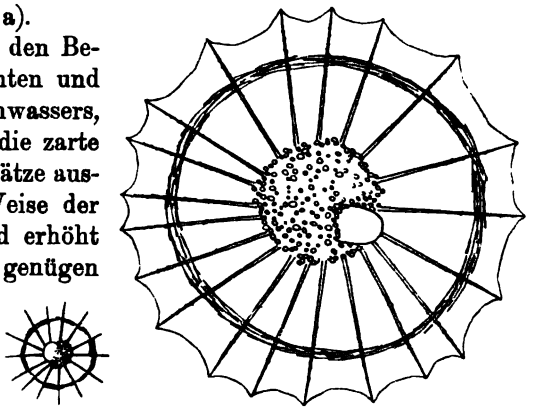
Dabei können die Zwerge entweder ausschließlich der Oberflächenschicht angehören, wie die Zwergformen von *Challengeron armatum*, oder sie vermögen als „pante-, besser pamplanktonische" Formen in allen Schichten des Ozeans, von der Oberfläche bis hinab in die Tiefsee zu existieren. So zeigte es sich, „daß innerhalb der Spezies *Aulacantha scolymantha* (Fig. 158) zwei Formen oder Rassen zu unterscheiden sind, von denen die eine, *Aulacantha scolymantha typica*, eine pamplanktonische Zwergform ist, welche nicht bloß in bedeutenden Tiefen, sondern vermöge ihrer geringeren Größe auch in den wärmeren Oberflächenschichten sich aufzuhalten imstande ist, während die andere, *Aulacantha scolymantha bathybia*, eine anscheinend ausgesprochene skotoplanktonische Riesenform ist." Derartige Größenunterschiede lassen sich in den meisten Tripyleenfamilien nachweisen, wie denn z. B. der Längendurchmesser der tiefenbewohnenden *Challengeria naresii* sogar das 6—7fache des Durchmessers der ihr entsprechenden, oberflächlich lebenden Art *Ch. xiphodon* beträgt. Zur Erklärung all dieser Erscheinungen werden wir nach den von Ostwald gegebenen Direktiven zunächst im Auge zu behalten haben, daß nach der früher angegebenen Formel C die Schwebefähigkeit bei sinkendem Volumen (v) zunimmt, „ein Vorteil, der namentlich bei steigender Temperatur (t) und sinkendem Salzgehalt (S), d. h also im warmen Oberflächenwasser, ins Gewicht fällt. Im Gegensatz dazu kann in dem Tiefen- und Kaltwasser, welchem eine größere innere Reibung zukommt, die Größe des Körpers unbeschadet der Schwebefähigkeit wesentlich zunehmen."

Noch mehr aber als die Größe des ganzen Organismus wird die feinere Struktur des Skelettes und die Beschaffenheit des Weichkörpers, insbesondere seines Abschlusses nach außen, der extrakalymmalen Sarkodehaut, von der Dichtigkeit und inneren Reibung des Wassers beeinflußt. So fand Haecker bei den Aulosphaeriden und Sagosphaeriden, „daß bei den großen, von einer derben Sarkodehaut umhüllten Tiefen- und Kaltwasserformen die Skelettstruktur auf eine Verstärkung und Vervollkommnung des Stützapparates abzielt, während bei den planktonischen Kaltwasserformen die Tendenz zur Oberflächenvergrößerung den bestimmenden Faktor bildet." Im ersteren Falle handelt es sich darum, die Sarkodehaut in einem bestimmten Abstand

Digitized by Google

von der Gitterschale ausgespannt zu erhalten, und dies geschieht am zweckmäßigsten dadurch, daß das Terminalende der Radialstacheln sich aufsplittert (Fig. 159 a).

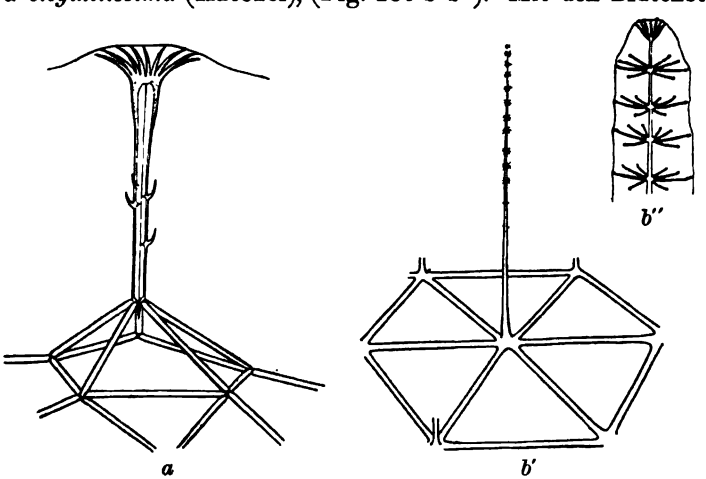
Im zweiten Falle, bei den Bewohnern des weniger dichten und weniger viskösen Warmwassers, kommt es darauf an, daß die zarte Gallerte in zahlreiche Fortsätze ausgezogen und auf diese Weise der äußere Reibungswiderstand erhöht wird. Dieser Aufgabe genügen nach Haecker in vollkommenster Weise solche Stachelformen, bei welchen zahlreiche, knöpfchentragende Äste in regelmäßigen Quirlen übereinander angeordnet sind, beispielsweise die äußerst zierlichen Stacheln der in den Oberflächenschichten des Mittelmeeres vorkommenden *Aulosphaera elegantissima* (Haeckel), (Fig. 159 b′ b″). Mit den Blütenständen



a *b*

Fig. 158. *Aulacantha scolymantha Haeckel.* (Nach Haecker.)

a var. typica, pamplanktonische Zwergform; *b var. bathybia*, skotoplanktonische Riesenform (beide 13 mal vergrößert)



a *b′* *b″*

Fig. 159. Anpassungserscheinungen des Radiolarienskelettes an das Schweben im kalten Tiefen- und warmen Oberflächenwasser. (Nach Haecker.)

a Skelettstück von *Auloscena atlantica Haecker* (Tiefenform); *b′* Skelettstück von *Aulosphaera elegantissima Haeckel* (Oberflächen- und Warmwasserform). Beide ca. 100 mal vergrößert. *b″* Das Stachelende von *b′* stärker vergrößert.

Digitized by Google

der Pflanzen verglichen, würden die Stacheln des ersten Typus den Dolden, die des zweiten den Ähren, Trauben und Rispen entsprechen.

Ein Gegenstück zu dem oben beschriebenen Dimorphismus gewisser Radiolarien finden wir im marinen Phytoplankton. Nachdem schon früher Gran auf die große lokale Variabilität einiger *Rhizosolenia*-Arten hingewiesen hatte, fand Karsten bei einer antarktischen *Eucampia* einen weiteren auffallenden Dimorphismus: die dickwandigen Formen dieser Diatomee leben in tieferen Schichten von circa 80 m, die dünnwandigen mehr oberflächlich, in 40—20 m. Wir können hier eine Vegetationsform und eine „Dauersporengeneration" unterscheiden, die im wesentlichen einander ähnlich, jedoch durch verschiedene Wanddicke und ihr entsprechende Strukturierung, durch fehlende oder stark verlängerte Gürtelbänder unterschieden sind. „Das sehr ungleiche Übergewicht und der ebenso verschiedene Formwiderstand werden auch die Schwebhöhe unter der Oberfläche regulieren."

Die hier gegebenen Beispiele dürften genügen, um den Zusammenhang zwischen der Morphologie der Planktonten und ihrer Schwebfähigkeit nach der ihr von Ostwald gegebenen Formulierung zu zeigen und zugleich auch indirekt die Beziehungen aufzudecken, die zwischen den Organismen einerseits und den bei der Schwebfähigkeit maßgebenden Faktoren andererseits bestehen. Unter diesen haben wir die innere Reibung, und in ursächlichem Zusammenhang damit Temperatur und Salzgehalt, abgesehen von der Druckzunahme gegen die Tiefe, als die wichtigsten, wenn auch wohl nicht ausschließlichen Faktoren kennen gelernt. Es hat sich weiters bei der Besprechung der Lokalrassen ergeben, daß die Abänderungen der nordischen Formen offenbar in derselben Richtung verlaufen wie in der Tiefsee, und wir werden nicht irregehen, wenn wir für diese gleichsinnige Formgestaltung, die hier und dort gleichen oder ähnlichen äußeren Faktoren, vor allem die niedrige Temperatur verantwortlich machen.

Auch im Plankton der Hochgebirgsseen wird sich die Lokalvariation in gewissem Sinne in ähnlichen Bahnen bewegen müssen. So fallen nach den Untersuchungen Burckhardts die Daphnien der Hochalpen durch ihren plumpen Bau, die dorsalwärts gerichtete Spina auf, und Zschokke sagt: „Typisch für Cladoceren hochgelegener Gewässer ist die Verkürzung ihres Caudalstachels". Wir haben uns aber bei der Erklärung dieser Erscheinung heute nicht mehr wie einstens mit dem Hinweis auf eventuelle „ungünstige Lebensverhältnisse" zu begnügen, sondern können diese Stachelreduktion direkt mit der großen Viskosität der kalten Alpenwässer in Beziehung bringen.

Dieser Gedankengang führt uns weiter auf die Frage, ob nicht

Digitized by Google

etwa entsprechend diesen in vertikaler Richtung, von der Oberfläche in die Tiefsee, von der Ebene ins Gebirge, und in horizontaler Richtung, von den tropischen Warmwässern zu den polaren Kaltwässern vorschreitenden Formveränderungen der Planktonten Ähnliches auch in zeitlicher Richtung, im Wechsel der Jahreszeiten, wahrzunehmen sei; mit anderen Worten: ob wir im Plankton neben Lokalvariationen auch Temporalvariationen vorfinden.

Der Beantwortung dieser wichtigen Frage sei der nächste Abschnitt gewidmet.

Literatur.

1. Aurivillius, C. W. S. Das Plankton der Baffins Bay und Davis Strait. Festskrift för Lilljeborg, Upsala, 1896.
2. Bachmann, H. (s. p. 17 Nr. 2).
3. Brehm, V. und Zederbauer, E. Einige Beobachtungen über das Plankton in den Seen der Ostalpen. Arch. f. Hydrobiologie. Bd. 1. 1906.
4. Burckhardt, G. Faunistische und systematische Studien ü. d. Zooplankton . . . Revue suisse de Zoologie. Bd. 7. 1899.
5. Chun, C. (s. p. 17 Nr. 4).
6. Gran, H. H. (s. p. 71 Nr. 21).
7. Haeckel, E. Report on the Radiolaria . . . Rep. Challenger. Zoology, Bd. 18. 1887.
8. Haecker, V. Finales und Kausales ü. d. Tripyleenskelett. Z. f. wiss. Zoologie. Bd. 83. 1905.
9. Haecker, V. (s. p. 227 Nr. 26).
10. Haecker, V. Z. K. d. Challengeriden. Arch. f. Protistenkunde. Bd. 7. 1906.
11. Haecker, V. Altertümliche Sphärellarien und Cyrtellarien aus großen Meerestiefen. Arch. f. Protistenkunde. Bd. 10. 1907.
12. Karsten, G. (s. p. 227 Nr. 28).
13. Lo Bianco, S. Pelagische Tiefseefischerei in der Umgebung von Capri. Jena, G. Fischer, 1904.
14. Ostwald, Wo. Zur Theorie d. Planktons. Biol. Cbl. Bd. 22. 1902.
15. Ostwald, Wo. Zur Lehre vom Plankton. Naturw. Wochensch. N. F. Bd. 2. 1903.
16. Ostwald, Wo. Zur Theorie der Schwebevorgänge sowie der spezifischen Gewichtsbestimmungen schwebender Organismen. 1. Arch. ges. Phys. Bd. 94. 1903.
17. Ostwald, Wo. Theoretische Planktonstudien. 1. Ü. d. Beziehungen des Planktons zu dem Gehalte d. Wassers an gelösten Stoffen. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. 18. 1903.
18. Ostwald, Wo. Über eine neue theoretische Betrachtungsweise in der Planktologie, insbesondere ü. d. Bedeutung des Begriffes der „inneren Reibung des Wassers“ für dieselbe. Forschgsb. Plön. Bd. 10. 1903.
19. Popofsky, A. Die Acantharia II. Acanthophracta. Erg. Plankt.-Exp. Bd. 3. L. f. β. 1906.
20. Schröter, C. und Vogler, P. Variationsstatistische Untersuchungen an Fragilaria crotonensis . . . Vierteljahresschr. naturf. Ges. Zürich 1901.

Digitized by Google

21. Thompson, C. J. Contributions to our knowledge of the Plankton of the Faroe Channel. No. 4. Proc. zool. Soc. London. for 1898.
22. Wesenberg-Lund, C. Von dem Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Bau der Planktonorganismen und dem spez. Gewichte des Süßwassers. Biol. Cbl. Bd. 20. 1900.
23. Zschokke, F. (s. p. 48 Nr. 55).

3. Temporalvariation.

Während die Seenforschung in früherer Zeit sich zumeist damit begnügte, auf Grund gelegentlicher Exkursionen, Stichproben vergleichbar, die aufgefundenen Organismen zu bestimmen und mit der Aufstellung solcher Floren- und Faunenlisten auch gewöhnlich die Erforschung der betreffenden Gebiete als erschöpft betrachtete, liegt der methodische Hauptwert der modernen Planktonuntersuchungen in der Forderung einer systematischen, durch längere Zeit, mindestens ein Jahr, fortgesetzten Durchforschung eines und desselben enger begrenzten Gebietes, sei es nun ein See, Teich, Fluß oder ein Meeresteil. Eines der wertvollsten Resultate in diesem Sinne vorgenommener Studien ist die Auffindung einer großen Anzahl saisondi- oder polymorpher Planktonten. Dadurch wurde nicht nur die Systematik einiger schwieriger Gruppen geklärt oder die systematische Bearbeitung doch wenigstens in neue Bahnen gelenkt, es hat auch die naheliegende Frage nach dem Warum dieses eigenartigen Phänomens interessante Beziehungen zwischen den Planktonten und den „äußeren Faktoren" aufgedeckt und die Notwendigkeit exakter, experimenteller Planktonforschung auch auf diesem Gebiete uns deutlich vor Augen geführt.

Im folgenden mögen zunächst einige der markantesten Fälle von Zyklomorphose oder von zyklischer Formvariation[1]), also jener Erscheinung, daß zwei oder mehrere Variationsformen derselben Spezies in annähernd regelmäßiger Weise sich mit der Jahreszeit ablösen, kurz besprochen werden. Wir beginnen mit den Phytoplanktonten.

Wesenberg-Lund machte zuerst bei einer Diatomeengruppe, den Asterionellen (Fig. 95, S. 193) des dänischen Fursees darauf aufmerksam, „wie verschiedenartig die Anzahl der Einzelindividuen in den Kolonien zu den verschiedenen Jahreszeiten ist." Während die Asterionellen gewöhnlich einen Stern aus 12—14 Individuen zu bilden pflegen, fand der erwähnte Forscher im Winter Kolonien aus oft über

1) Das Wort klingt besser als die französisch-antiken Bastarde: Saisonvariation und Saisonpolymorphismus (Burckhardt).

Digitized by Google

20 Individuen zusammengesetzt. Gleichzeitig fanden sich die Asterionellen der kleineren Seen nur als vierstrahlige Kolonien.

Weiters konnte Lozeron bei einer *Asterionella* des Zürichsee und zwar nur bei der auf Grund variationsstatistischer Untersuchung entdeckten *A. gracillima* (Hantzsch) Heiberg var. *biformis* Loz. einen „Saisondimorphismus" insofern konstatieren, als die Individuen derselben sich nur im Winter zu Ketten, nur im Sommer zu Sternen anordnen. Ähnliches konnten Schröter i. J. 1896 sowie kürzlich Bally (1907) auch an der *Tabellaria fenestrata* Ktz. (Fig. 11, S. 25) des Zürichsees beobachten.

Auch für *Fragilaria crotonensis* (Edw.) Kitt. (Fig. 10 S. 25) konnten Schröter und Vogler „im selben See zeitweise ein saisondimorphes Auftreten" feststellen.

Sehr variabel sind, wie bereits von vielen Seiten festgestellt wurde, die Dinobryen (Fig. 42, S. 94). Da alle Übergänge zwischen *D. sertularia* und *D. stipitatum* sich finden, vermutet Wesenberg-Lund, daß *D. stipitatum* in den großen Seen wesentlich als Sommerform von *D. sertularia* betrachtet werden kann, oder mit andren Worten: daß die *Dinobryon*-Kolonien der großen Seen in der Sommerzeit eine Tendenz zur Verlängerung des Stieles der Gehäuse und zu spitzeren Winkeln zwischen den einzelnen Zweigen der Gehäuse zeigen; gegen den Herbst werden die Stiele wieder kürzer, die Winkel breiter: wir haben wieder *D. sertularia* vor uns.

Der exakte Beweis, daß sich die Vorgänge wirklich in der beschriebenen Weise abspielen, ist überdies nach Lauterborn noch nicht erbracht, wie denn überhaupt die Systematik der *Dinobryon*-Arten noch wenig geklärt ist.

Sehr eigenartig ist die Temporalvariation von *Ceratium hirundinella* O. F. M. Es kommen hier zwei Variationsmöglichkeiten in Betracht, die sich einesteils auf die allgemeine Körpergröße, anderenteils auf die Zahl und Ausbildung der Hörner beziehen. Nach Huber ist bisher aus der Literatur diesbezüglich folgendes Verhalten bekannt:

1. Ceratium in demselben Gewässer stets (?) 3-hörnig
2. „ „ „ „ „ „ 4-hörnig
3. „ „ „ „ 3- und 4-hörnig

a) zuerst 3-, dann 4-hörnig: Additionsreihe
b) zuerst (?) 4-, dann 3-hörnig: Reduktionsreihe.

Auch bezüglich der Größe finden wir, daß der jährliche Zyklus im Frühjahr bald mit den größten, bald mit den kleinsten Individuen einsetzt.

Digitized by Google

Jedenfalls handelt es sich bei den 3- bzw. 4-hörnigen Formen kaum um Anpassungen an das verschiedene spezifische Gewicht des Wassers.

Bezüglich der Infusorien glaubt Wesenberg-Lund in mehreren dänischen Seen einen „Saisonpolymorphismus" entdeckt zu haben, der ihn veranlaßte, *Amphileptus flagellatus* Rousselet, *Trachelius ovum* Ehrbg., *Dileptus trachelioides* Zach. zu einer Art zusammenzuziehen; dieselbe wäre dann im Winter kurz, beinahe kugelrund *(Trach. ovum)*, würde in denselben Gewässern gegen den Frühling zu länglich werden *(Dil. trach.)*, um zuletzt in den Monaten Mai und Juni am Vorderende zahlreiche Zipfelbildungen auszusenden. Indessen scheinen auch diese Beobachtungen Lauterborn noch problematischer Natur zu sein.

Aus der Gruppe der Rotatorien ist es die Temporalvariation von *Anuraea cochlearis* (Fig. 160), über die wir gegenwärtig infolge der Untersuchungen des obengenannten Forschers am besten unterrichtet sind. Es gelang ihm, bei dieser stark variablen Form bestimmt gerichtete Variationsreihen festzustellen, die aber nicht nur morphologisch konstruiert sind, sondern bis zu einem gewissen Grade sehr wohl auch als genetische zu betrachten sind, indem die einzelnen in der morphologischen Reihe nebeneinander gestellten Formen auch zeitlich aufeinander folgen. Mit dem Beginn der wärmeren Jahreszeit differenzieren sich in einer Anzahl der untersuchten rheinischen Gewässer aus einer „Stammart", die der typischen *Anuraea cochlearis* nahesteht, unter Vermittlung zahlreicher aufeinanderfolgender „Zwischenformen" allmählich die verschiedenen Endglieder, die man auch als „subspecies" auffassen könnte, wie *tecta*, *hispida*, *irregularis*, die ihrerseits mit dem Nahen des Winters wieder rückläufig immer mehr den „Zwischenformen" Platz machen und schließlich aus dem Plankton verschwinden; wir können füglich die Endglieder der *Tecta-*, *Hispida-* und *Irregularis*-Reihen als typische „Sommerformen" auffassen. Dabei verhält sich die Größe des Panzers gewöhnlich umgekehrt proportional der Höhe der Wassertemperatur. Für den Winter sind die langdornigen (var. *macracantha*), für die Sommermonate die ganz kurzdornigen oder Formen ohne Hinterdorn charakteristisch. In kleineren Gewässern scheint die Größenvariation eine weit ungleichmäßigere zu sein.

Ähnliche Variationen, wie wir sie eben für *Anuraea cochlearis* kennen lernten, wurden auch bei anderen Formen, *A. aculeata*, bei *Brachionus*-Arten, *Notholca striata* usw. beobachtet.

Von den illorikaten Rädertieren tritt bei *Polyarthra platyptera* Ehrbg. im Sommer eine durch bedeutende Größe, mehr rechteckige

Digitized by Google

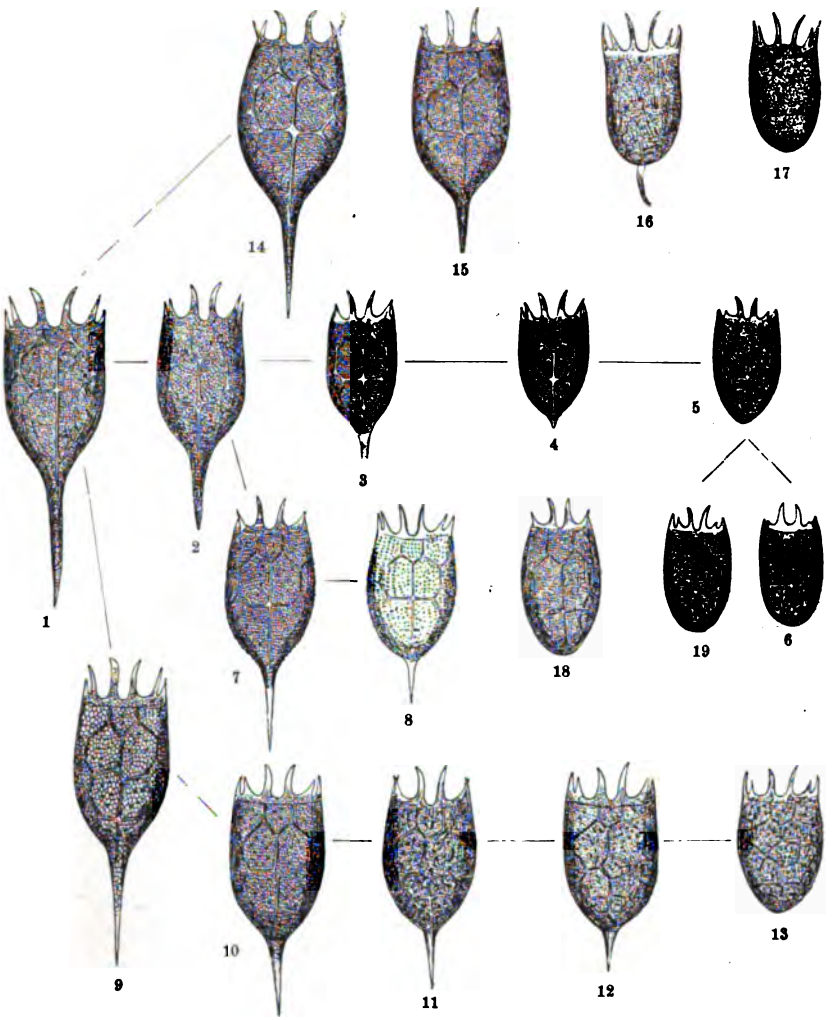


Fig. 160. Typen aus dem Formenkreis von *Anuraea cochlearis*. (Nach Lauterborn.)

1—6 *Tecta*-Reihe. 1 *var. macracantha* mit sehr langem Hinterdorn; 2, 3 der typischen Form mehr oder weniger nahestehende Formen; 4 *forma micracantha* mit sehr kursem Hinterdorn; 5, 6 *var. tecta*. Der Hinterdorn ist verschwunden, die Vorderdornen sind sehr kurz, in Fig. 6 am distalen Ende abgerundet.

7—8 *Hispida*-Reihe. 7 *forma pustulata*, die einen Übergang zur ausgebildeten *var. hispida* bildet; 8 *var. hispida*. Der ganze Panzer mit einem dichten Dörnchenbesatz überzogen.

9—13 *Irregularis*-Reihe. 9, 10 *forma connectens*, den Übergang zu *var. macracantha* vermittelnd; 11 *forma angulifera*; 12 *var. irregularis*; 13 *forma ecaudata* ohne Hinterdorn.

14—15 *Robusta*-Gruppe.

16—17 *var. leptacantha*. 16 Form mit scharf abgegliedertem Hinterdorn; 17 Form ohne Hinterdorn *(forma ecaudata)*; die Grenzen der Panzerplatten fast völlig verschwunden.

18 *var. tecta forma maior*. 19 *var. tecta forma punctata*.

Digitized by Google

Gestalt und breitere Formen ausgezeichnete „Sommerform" auf, die var. *euryptera* Wierz. Weiters zeigt nach Wesenberg-Lund noch *Asplanchna priodonta* Gosse in den kleinen dänischen Seen, nicht aber in den Tümpeln Temporalvariation. „Dieselbe äußert sich darin, daß von der ersten Sexualperiode im Mai ab mit der fortschreitenden wärmeren Jahreszeit die Individuen immer größer werden; das Maximum wird im August—September erreicht. Nach der zweiten Sexualperiode finden sich nur kurze, plumpe Formen, die auch im Winter gefunden werden. Auch *Triarthra longiseta* Ehrbg. läßt nach den Beobachtungen Wesenberg-Lunds eine geringe Temporalvariation erkennen, indem die Springborsten im Sommer länger sind als im Winter."

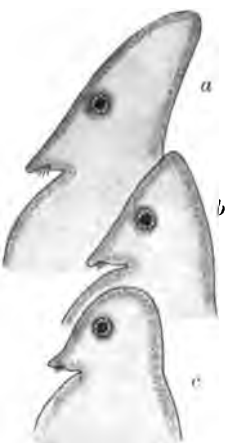


Fig. 161. Kopfform von *Hyalodaphnia cristata*. (Nach Zacharias.)
a während des Sommers, *b* während des Herbstes, *c* während des Winters.

Vielleicht am meisten in die Augen fallend, darum auch schon ziemlich lange bekannt und vielfach untersucht ist die zyklische Variation planktonischer Süßwasserentomostraken, speziell der Cladoceren.

Als allgemeines Resultat dieser in verschiedenen Gegenden an den verschiedensten Daphnien angestellten Untersuchungen ergab sich, daß die Winterformen einen flachen, niederen Kopf besitzen, der sich im Frühjahr immer mehr in die Länge streckt, bis schließlich im Hochsommer die Tiere mit einem mehr oder weniger langen Helm ausgerüstet sind; gegen den Herbst zu reduziert sich der Helm wieder und geht schließlich in die Winterform über (Fig. 161). Hand in Hand mit diesen Veränderungen gehen Variationen in der Länge des hinteren Schalenstachels und in der Zahl der Postabdominalzähne. Speziell an den Köpfen der Daphnien des Wörthersees konnte Brehm nachweisen, daß die temporale Variation sich am auffälligsten in einer Verschiebung der Helmspitze in der Medianlinie während des Winters äußert, während die Altersvariation durch Änderungen der Krümmungsrichtung des Helmaufsatzes bezeichnet wird.

Bei *Ceriodaphnia* (Fig. 162) prägt sich die temporale Variation in der Größe und Form der Schale aus: die kleinen Sommerformen mit fast kreisrundem, hinten mit einem kurzen, spitzen Dorn versehenem Panzer gehen gegen den Herbst zu in größere Formen mit dornlosem, viereckigem Panzer über.

Bosmina longirostris-cornuta zeigt in der kalten Jahreszeit große

Digitized by Google

Formen mit langem, gleichmäßig gebogenem „Rüssel“ und langem, inzisurenreichem, hinteren Schalendorn (Mucro) (= *B. longirostris*). Diese Winterform wandelt sich gegen den Hochsommer allmählich in kleinere Formen mit kurzem, hakenförmig gebogenem „Rüssel“ und stummelförmigem Mucro um (= *B. cornuta*). Die relative Schalenhöhe ist im Zusammenhang mit der Menge der Eier im Brutraum im Frühjahr am größten, im Winter am kleinsten. Dies trifft nicht nur für die eben besprochenen Bosminen, sondern auch für solche der *coregoni*-Gruppe zu, für die die buckelige Auftreibung des Brutraumes charakteristisch ist. Wesenberg-Lund konnte durch genaue, alle 14 Tage vorgenommene Untersuchungen des Fursees konstatieren, daß die schwach gebuckelten Formen, *B. coregoni* Baird, sich im April zeigen; im Juni wird die Buckelbildung stärker, und im August und Anfang September erscheinen die höchst barocken Formen, welche den Namen *gibbera* Schödler (Fig. 163) und *thersites* Poppe bekommen haben. Gleichzeitig mit der Vergrößerung des Buckels verlängern sich auch die Antennen, so daß diese im Herbst viel länger sind als im Frühling.

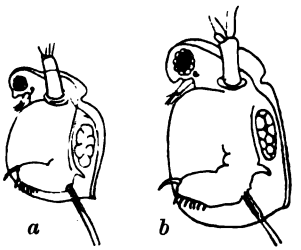


Fig. 162. *Ceriodaphnia pulchella Sars.* (Nach Stingelin.)
a vom August; *b* von Ende Oktober. (Beide bei gleich starker Vergrößerung gezeichnet.)

Ähnliche Veränderungen in der Schalenhöhe scheinen auch bei den marinen Cladoceren vorzukommen (nach frdl. Mitteilung von C. Wolf in Triest). Schon Hensen fand, daß *Evadne* (Fig. 88, S. 189) und *Podon* am Anfang des Jahres viel größer sind als die meisten Exemplare, die gegen Ende des Sommers gefangen wurden.

Da man, wie im nächsten Abschnitt gezeigt werden soll, die Erscheinung der „Zyklomorphosen“ mit der monogonischen Fortpflanzung der Planktonten in Zusammenhang brachte, ist es von einigem Interesse, daß in letzter Zeit auch bei Copepoden temporale Variation beobachtet wurde. Nachdem, wie Brehm berichtet, bereits Lilljeborg an *Cyclops strenuus* jahreszeitliche Ver-

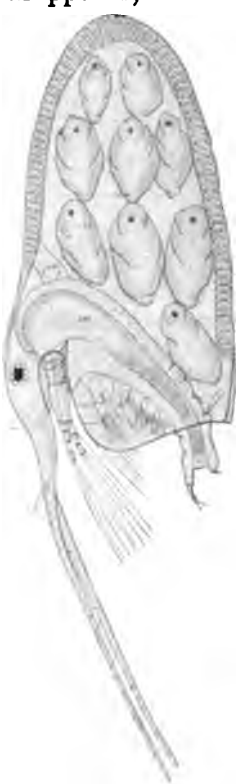


Fig. 163. *Bosmina coregoni Baird var. gibbera Schoedler.* (Nach Lilljeborg)

Digitized by Google

änderungen wahrgenommen haben soll, hatte Wierzejski für *Diaptomus denticornis* im Czorbasee der Tatra temporale Variation wahrscheinlich gemacht. Kürzlich gelang es nun Brehm, an dem *Diaptomus gracilis* des Hallstättersees in Oberösterreich „einen konstanten und durchgreifenden Unterschied der Sommer- und Wintertiere" aufzufinden. „Der Unterschied betrifft das drittletzte Glied der genikulierenden Antenne des Männchens. Bei den Winterexemplaren trägt dieses eine einfache, hyaline Membran, bei den Sommerexemplaren einen vogelschnabelähnlichen Fortsatz" (Fig. 164).

Bevor wir an die Frage herantreten, welche Erklärungen für die bisher besprochenen, temporalen Variationen gegeben wurden, mögen noch im Anschluß solche Variationen besprochen werden, die wir streng genommen nicht mehr zu den Zyklomorphosen rechnen können, wenn wir darunter alle im Laufe eines Jahres auftretenden Variationen verstehen, die, „so sehr sich dieselben auch vom Frühling bis zum Hochsommer von der angenommenen Ausgangsform entfernt haben mögen, dennoch im Herbst und Winter ganz allmählich wieder in die Ausgangsform zurücklaufen" (Lauterborn).

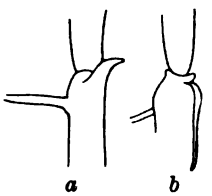


Fig. 164. Drittletztes Glied der genikulierenden Antenne des *Diaptomus gracilis* aus dem Hallstättersee. (Nach Brehm u. Zederbauer.) *a* Sommerform, *b* Winterform.

Genaue, durch zwei Jahre fortgesetzte Messungen an *Bosmina longirostris* aus den Altwässern der Donau bei Wien haben z. B. ergeben, daß die anfangs September 1898 gefischten Individuen um zirka 43 μ kleiner waren als genau um dieselbe Zeit im Vorjahre gesammelte Exemplare dieser Art. Dabei war die allmähliche Größenzunahme im Herbst 1897 eine viel regelmäßigere wie im folgenden Jahre. Ich glaubte damals diese Verschiedenheiten auf die abnormen Witterungsverhältnisse des Jahres 1898 (warmer Winter, kühler, regenreicher Sommer) zurückführen zu müssen, die eine Schwächung des Saisondimorphismus sowohl bezüglich der allgemeinen Körperlängenmaße als auch der einzelnen Körperteile bedingen.

Nun zeigten aber Schröter und Vogler auf Grund eines ungleich reicheren Materiales aus den Jahren 1896 bis 1901, daß sich an *Fragilaria crotonensis* (Fig. 10, S. 25) ähnliche Formänderungen im Laufe größerer Zeiträume bemerkbar machen. Die obengenannte Diatomee tritt im Zürichsee in den beiden, variationsstatistisch genau festgelegten Formen *curta* (die kleinere) und *subprolongata* (die größere) auf; eine dritte var. *media* tritt numerisch hier ganz zurück und kann füglich vernachlässigt werden. In den Jahren 1896 bis 1898

Digitized by Google

nun alternierten die beiden vorerwähnten Varietäten regelmäßig in der Weise, daß die größeren jeweils im August und September, die kleineren in den übrigen Monaten dominierten. Im November 1898 verschwand die kleinere Form, und die übrig bleibende, größere Form zeigte von da ab bis zum Abschlusse der Untersuchungen im Februar 1901 ein allmähliches Kleinerwerden, indem der Kurvengipfel von 117 μ im Laufe der Zeit bis auf 90 μ sich verschob.

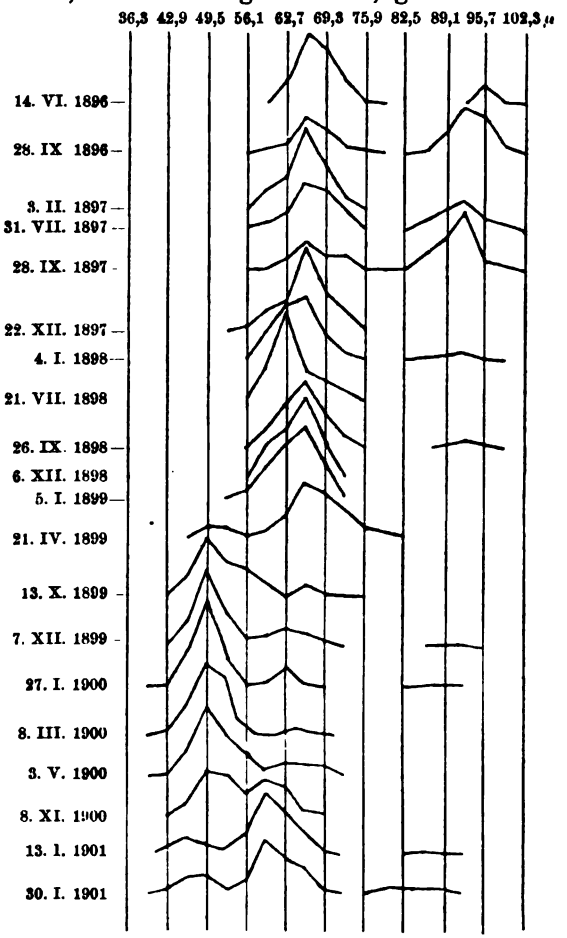


Fig. 165. Variationskurven von *Asterionella gracillima* im Zürichsee 1896—1901. (Nach Lozeron.)

Die Untersuchungen an *Fragilaria* haben ein Gegenstück in der Arbeit von Lozeron über die Variation von *Asterionella gracillima* (Fig. 95, S. 193) desselben Sees während derselben Zeit, also von 1896—1901 (Fig. 165).

Zu Beginn der Untersuchung (1896) schwankt der Hauptkurvengipfel zwischen 66 und 63 μ, der zweite oder Nebengipfel zwischen 96 und 92 μ. Im Frühjahr verschwindet dieser plötzlich, und es erscheint ein anderer Kurvengipfel zwischen 46 und 52 μ, d. h. also: die Individuen sind der Hauptsache nach plötzlich um ein gut Stück kürzer geworden, und gleichzeitig mit dieser Verkürzung trat nun auch Kettenbildung auf, die bisher noch nicht beobachtet worden war. So entstand die *var. biformis*, für die, wie sich bald herausstellte, neben der geringen Größe noch die Eigentümlichkeit charakteristisch war, im Winter

Digitized by Google

kettenförmige, im Sommer sternförmige Kolonien zu bilden. Von da ab konnte bis zum Abschluß der Untersuchungen wieder ein allmähliches Größerwerden der Individuen beobachtet werden, und zwar um etwas mehr als 1 μ pro Jahr.

Ähnlich verhält sich schließlich eine dritte Diatomee des Zürichsees, *Tabellaria fenestrata* (Fig. 11, S. 25), die, beiläufig bemerkt, erst im Jahre 1896 sich plötzlich mit großer Schnelligkeit in diesem Seebecken zu entwickeln begann. Die jährliche Verkürzung beträgt hier $1^2/_5$ μ. Bei den Cyclotellen des Vierwaldstättersees konnte Bachmann feststellen, daß das plötzliche Größerwerden der Individuen mit der Auxosporenbildung zusammenfällt, und zu dem gleichen Resultat kommt auch Wesenberg-Lund bezüglich dänischer Diatomeen.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß sich solche erst durch den Vergleich einer größeren Zahl von Jahrgängen zutage tretenden Variationen noch bei anderen Planktonten werden finden lassen.

* * *

Eine befriedigende Antwort auf die Frage nach den Ursachen all der bisher besprochenen Variationen läßt sich, wie ich glaube, heute noch nicht geben.

Es ist, wie Lauterborn richtig bemerkt, ein Verdienst von Wesenberg-Lund, wohl als erster den Versuch gemacht zu haben, die periodischen Gestaltveränderungen der planktonischen Organismen des Süßwassers zunächst von einem gemeinsamen Gesichtspunkte aus zu erklären. Er betrachtet die unverkennbare Tendenz einer Anzahl von Planktonten, zu einer bestimmten Zeit den Umfang der Organe zu vergrößern, „als einen Ausdruck für die Bestrebungen, die von seiten der Organismen gemacht werden, ... ihr eigenes spezifisches Gewicht in Übereinstimmung mit der veränderten Tragkraft des Wassers im Frühling zu bringen, Veränderungen, die als äußeres Irritament auf die Organismen wirken". Dieses „äußere Irritament" aber soll das mit steigender Temperatur abnehmende spezifische Gewicht des Süßwassers sein. Nun hat aber hauptsächlich Wo. Ostwald gezeigt, daß diese Abnahme des spezifischen Gewichtes bei steigender Temperatur so gering ist, daß sie ohne weiteres außer acht gelassen werden kann. Wohl aber ist, wie wir schon gesehen haben, die „innere Reibung" in hohem Maße von der Temperatur abhängig; sie beträgt z. B. bei 25^0 nur noch die Hälfte von derjenigen bei 0^0.

Die Planktonorganismen müssen also bei steigender Temperatur ihre Sinkgeschwindigkeit verkleinern, wenn sie nicht, wie z. B.

Digitized by Google

Bosmina longirostris in dänischen Seen, in tiefere Schichten sinken sollen. Das geschieht nun nach Wesenberg-Lund:

A) durch Vergrößerung der Oberfläche, bewirkt durch
1. Verkleinerung des Körpers,
2. Rauhwerden der Oberfläche (z. B. Rotiferen),
3. Fortsatzbildungen (Crista, Flagellum);

B) durch Vergrößerung des Durchschnitts rechtwinklig zur Vertikalen;

C) durch Veränderung des spezifischen Gewichtes.

Ostwald machte auch weiter als erster den Versuch, die Zyklomorphose der Planktonten auf experimentellem Wege durch Temperaturänderungen des Wassers zu beeinflussen. Es gelang ihm, echte Planktoncladoceren, Hyalodaphnien, sowohl in Wasser von höherer (20—25°) als auch in solchem von niederer Temperatur (bei zirka 0°)

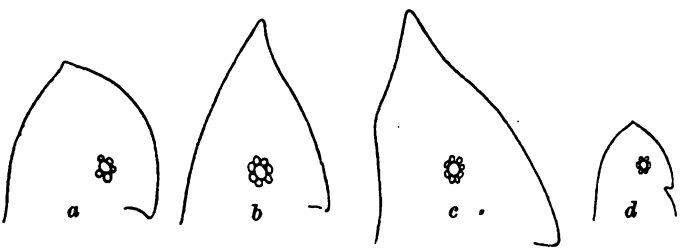


Fig. 166. Kopfformen bei verschiedenen Temperaturen gezüchteter Cladoceren *(Hyalodaphnia)* und zwar: *b* bei etwa 20° gezogenes Junges der Mutter *a*; *d* bei 0—5° gezogenes Junges der Mutter *c*. (Nach Ostwald.)

zu züchten, und es ergab sich, daß zunächst die elterlichen Tiere nicht jene notwendige Plastizität des Körpers besitzen, um sich den durch die Temperaturänderungen bedingten Veränderungen der Schwebefähigkeit anzupassen, sondern wir finden deutliche Anpassungserscheinungen immer erst bei der folgenden Generation (Fig. 166).

Bei etwa 20° gezüchtete, kurzhelmige Mütter lieferten langhelmige Junge, bei 0—5° gezüchtete, langhelmige Mütter hatten kurzhelmige Junge. Bei Formen, die in Zimmertemperatur (8—18°) gehalten wurden, zeigte ein Teil der Jungen ein mittleres Verhalten. Ostwald konnte weiter feststellen, daß der formgestaltende Einfluß der Temperatur nur von einem bestimmten Zeitpunkt der Entwicklung an in Wirksamkeit tritt, daß er nicht während der ersten Entwicklungsstadien, sondern erst von einem gewissen embryonalen Stadium an, ungefähr zu Beginn der zweiten Hälfte der Entwicklung, vorhanden ist. Ostwald glaubt sich schließlich berechtigt, auf Grund seiner Experi-

Digitized by Google

mente den „Saisonpolymorphismus" der untersuchten Planktonten nicht mehr wie bisher als „Temporalvariation", sondern als „Temperaturvariation" zu bezeichnen.

Und in der Tat kommt der Temperatur bei der Zyklomorphose eine hohe Bedeutung zu. So erklärt Brehm aus dem Ausfall nennenswerter Temperaturschwankungen in alpinen Seebecken, daß die Temporalvariationen alpiner Planktonten weit schwächer sind als im außeralpinen Gebiet[1]), und Wesenberg-Lund erklärt in seiner Studie über das Plankton zweier isländischer Seen: Die Saisonvariationen fehlen den Planktonten aller jener Seen, deren Sommertemperatur nie über 12° steigt, d. i. jene Temperaturgrenze, bei der die Variationen in den Seen der zentraleuropäischen Ebene aufzutreten pflegen. Weiters konnte Lauterborn den Satz aufstellen: „Die Größe des Panzers von *Anuraea cochlearis* verhält sich im Altrhein bei Neuhofen umgekehrt proportional der Höhe der Wassertemperatur." Auch bei *Bosmina longirostris-cornuta* treten bei niederer Temperatur große, bei hoher Temperatur kleine Formen auf; aber es gibt auch Seen, in denen ausnahmsweise der Zyklus umgekehrt abläuft. So sagt Wesenberg-Lund von dänischen Seen: „In vielen Gewässern ist in der wärmsten Sommerzeit die *B. longirostris* die allgemeine Form, in anderen *var. cornuta* und in einzelnen treten sie durchgehends gleichzeitig miteinander auf; in allen aber wird gegen den Winter var. *cornuta* die am häufigsten auftretende."

Auch wurde beobachtet, daß Erscheinungen, die regelmäßig im Jahreszyklus auftraten und als Saisondimorphismus gedeutet werden konnten, mit einem Male ihre Regelmäßigkeit für einige Zeit einbüßten. So zeigte *Tabellaria fenestrata* im Jahre ihres Erscheinens

1) Nach Langhans reichen die Temperaturverhältnisse nicht aus zur Erklärung des Fehlens von periodischen Variationen bei den Planktozoën der Alpenseen. Wir sollten da auch die wechselnde Bedeutung der freien Beweglichkeit für die Tiere in Rechnung ziehen, denn „je größer der Formwiderstand, desto mehr werden die Tiere in ihren willkürlichen Ortsbewegungen gehemmt".

Woltereck fand, „daß neben der Temperatur besonders der Ernährung ein großer, vielleicht der größere Einfluß auf die Gestalt der Daphniden einzuräumen sei. Bei reichlichem Futter bildeten seine Daphniden auch bei niederer Temperatur Formen, die man bisher als typische Warmwasserformen zu betrachten gewohnt war".

Auf Grund seiner variationsstatistischen und experimentellen Untersuchungen an *Anuraea aculeata* kam endlich Krätzschmar zu dem bemerkenswerten Resultat, „daß sowohl Temperatur und damit innere Reibungs- als auch Ernährungs- und Lichtverhältnisse ausscheiden aus der Reihe der beeinflussenden Faktoren, daß nur nach Auftreten der Dauereier, deren Produzenten die kurzstacheligen Formen sind, langgestreckte Tiere im Plankton sich zeigen."

Digitized by Google

im Zürichsee, 1896, in der Mehrzahl im Sommer Sterne, im Winter Ketten. Im Jahre 1901 wurde nur einmal während des Frühlingsmaximums im Mai eine große Zahl von Sternen beobachtet (etwa $^9/_{10}$ Sterne und $^1/_{10}$ Ketten). Während des ganzen übrigen Jahres war es oft selbst während des Sommers schwer, auch nur einen Stern zu finden (Lozeron). Erst in den Jahren 1904 und 1905 konnte Bally den erwähnten „Saisondimorphismus" in seinem normalen Ablaufe wieder beobachten.

Wir merken schon an diesen wenigen Beispielen den Mangel eines einheitlichen Prinzipes bei der Entstehung der verschiedenen Temporalvariationen, und auch bei den früher erwähnten Lokalvariationen fehlt es nicht an „Ausnahmen", die sich allgemeinen Gesetzen nicht zu fügen scheinen.

So gibt beispielsweise Popofsky an, daß von den drei Acanthometriden, nämlich *Zygacanthidium complanatum*, *Acanthonia mülleri* und *Acanthonia fragilis*, die mediterranen Formen kürzere Stacheln haben als die atlantischen; das ließe sich ja gut aus dem höheren Salzgehalt des Mittelmeeres erklären. Wegen des spezifisch schwereren Mittelmeerwassers braucht das Mittelmeerplankton den Reibungswiderstand durch Vergrößerung der Oberfläche, Ausbildung längerer Stacheln nicht so auszunützen, um im Wasser zu schweben, wie das Plankton des Atlantik. Sonderbarerweise fand nun aber Popofsky in *Acanthonidium tetrapterum* eine Radiolarie, bei der umgekehrt die Stacheln der Atlantikform kleiner sind als bei der Mittelmeerform.

Für den gleichmäßigen Kurvenverlauf zyklomorpher Süßwasserplanktonten ist vielleicht die Größe der Wohngewässer nicht ganz ohne Bedeutung. Es werden nicht nur die Planktonten der größten Seen gewöhnlich (auch da gibt es wieder Ausnahmen!) kleiner, durchsichtiger, kurz in jeder Weise an das Schweben besser angepaßt sein als die kleinerer Gewässer, auch die zyklischen Variationen erfolgen in größeren Gewässern weit regelmäßiger, wie aus den Untersuchungen Lauterborns an *Anuraea* und eigenen Beobachtungen an *Bosmina* hervorgeht. „Die Bosminen kleiner Gewässer gleichen im allgemeinen mehr den Winterformen der in größeren Gewässern pelagisch lebenden Bosminen," ja selbst in einem und demselben Gewässer sind die litoralen Bosminen von den in der Seemitte planktonisch gefischten verschieden (s. die forma *litoralis* bei Stenroos!). Ebenso verläuft nach Lauterborn der Variationsgang von *Anuraea cochlearis* des Bodensees im Obersee und im Untersee ganz verschieden. „In ersterem sehen wir nur die *Tecta*-Reihe vertreten, typische und im Sommer kurzdornige Formen überwiegen, im Gegensatz zum Untersee, wo lang-

Digitized by Google

dornige Formen vorherrschen und auch Vertreter der *Hispida-* und *Irregularis*-Reihe zur Beobachtung gelangen." Auch von der Höhenlage wird die Temporalvariation beeinflußt. Es gewinnt nach Zschokke die Ansicht immer mehr an Wahrscheinlichkeit, „daß die Frühlingsdaphnien der Ebene in den Alpen Hochsommerformen werden".

Wie haben wir uns endlich die Variationen jener Planktondiatomeen zu erklären, die durch einige Jahrgänge fortgehen und nicht im Sinne Lauterborns als Zyklomorphosen gelten können? Ich glaube, daß wir hier bei dem Versuche einer Erklärung nicht mit dem einen Faktor, der „inneren Reibung", unser Auslangen finden werden. Wie Schröter und Vogler angeben, findet sich z. B. bei *Fragilaria* die große Form stets neben der kleinen, wird also nicht erst in einer Jahreszeit durch bestimmte Bedingungen erzeugt; ebenso bleiben neben den großen auch stets die kleinen bestehen. Die große Form tritt nicht allmählich (durch langsame Gipfelverschiebung der Kurve ersichtlich) auf, sondern plötzlich. Sie bleibt erst von November 1898 an allein übrig und herrscht von da an also auch scheinbar unter denjenigen Bedingungen, unter denen vorher die kleineren Formen auftraten. „Das Aussterben der kleineren hängt möglicherweise mit der in diesem Monat beginnenden, bis heute dauernden Epidemie von *Oscillatoria rubescens* (Fig. 44, S. 94) zusammen, die ja auch die vorher dominierende Diatomee *Tabellaria fenestrata* sehr stark zurückgedrängt hat." Das Ergebnis einer chemischen Wasseranalyse in der kritischen Zeit war ein durchaus negatives.

Ich möchte daher zur Erklärung der verschiedenen Variationsarten neben dem Faktor der inneren Reibung noch anführen: die Größe des Wohngewässers, meteorologische Einflüsse aller Art, Veränderungen in der Zusammensetzung des Planktons, vorzüglich durch Eintritt neuer Glieder in die lange, geschlossene Kette der Konsumenten und Produzenten, wechselnde Ernährungsverhältnisse, endlich die Art und Weise der Fortpflanzung.

Auf die Bedeutung des letzten Punktes hat schon Lauterborn hingewiesen: „Wir sehen nämlich, daß alle Organismen, bei denen bis jetzt sicher zyklische Variation nachgewiesen wurde, imstande sind, sich viele Generationen hindurch monogonisch zu vermehren, sei es durch Teilung *(Ceratium)*, sei es durch Parthenogenese (Rotatorien, Daphnien); Hand in Hand damit geht, daß die individuelle Entwicklung sehr rasch und direkt, d. h. ohne Einschiebung eines Larvenstadiums verläuft." Der weiter von Lauterborn beigebrachte Beweis des Fehlens einer Zyklomorphose bei Copepoden ist nun allerdings durch die Beobachtungen Brehms hinfällig geworden, allein es

Digitized by Google

wäre doch vielleicht hier ein Zusammenhang des „Saisondimorphismus" mit der Fortpflanzung insofern noch zu konstruieren, als man die Winter- und Sommerform mit der Entstehung von Subitan- bzw. Dauereiern in Zusammenhang bringen könnte, wenngleich auch letztere bisher gerade bei *Diaptomus gracilis* noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen worden sind. Doch rechnet E. Wolf mit der Möglichkeit des Auftretens von „Wintereiern" bei diesem *Diaptomus*.

Auch das plötzliche Größerwerden durch einige Jahrgänge allmählich kleiner gewordener Diatomeen werden wir wohl durch die Annahme einer reichlichen Auxosporenbildung besser erklären können, als durch die Hypothese eines nachträglichen Wachstums des Individuums zum Ausgleich des Kleinerwerdens bei der Teilung. Bachmann konnte bei den Cyclotellen des Vierwaldstättersees nachweisen, daß nach der Auxosporenbildung die Variationskurve mehrgipflig wird. O. Müller denkt an Mutationen im de Vriesschen Sinne; dazu liegt aber vorläufig kein Grund vor (Oltmanns).

Wenn wir auf Grund der neueren Forschungen die geschlechtliche Differenzierung „als eine elementare, nicht sekundär irgendwie erworbene Erscheinung" im ganzen Organismenreich aufzufassen haben, wird uns auch in unserem speziellen Falle das zeitweilige Vorkommen der zweigeschlechtlichen Fortpflanzung in einem anderen Lichte erscheinen. Durch die digene Fortpflanzung werden die im Laufe oft zahlreicher monogenetischen Generationen in einer oder mehreren bestimmten Richtungen fortgezüchteten Variationsreihen wieder auf den Ausgangspunkt zurückgebracht, und damit wird eine „Kompensierung der Abschwächung des einmal erreichten Variationseffektes" erzielt. Die Intervalle, in denen die ungeschlechtliche oder parthenogenetische Fortpflanzung von einer digenetischen Geschlechtsgeneration abgelöst wird, sind offenbar wieder von vielen Faktoren abhängig und darum in weiten Grenzen variabel.

Wir haben damit die für die Planktologie höchst wichtige Frage nach den Fortpflanzungsverhältnissen der Planktonten gestreift, die uns im nächsten Abschnitte beschäftigen soll.

Resumierend mögen zum Schluß kurz die verschiedenen Arten der Variation, die uns bei den Planktonten begegnen, bezeichnet werden:

Wir unterscheiden neben der, wie überall im Tier- und Pflanzenreich, auch in der planktonischen Lebewelt in weiten Grenzen sich bewegenden, individuellen Variation Lokal- und Temporalvariationen bei zahlreichen Planktonten. Die Temporalvariationen können sich im Laufe eines Jahres abspielen (Zyklomorphosen) oder durch mehrere Jahre fortdauern.

Digitized by Google

Nur bei gleichmäßiger Würdigung der Lokal- und Temporalvariation, d. h. wenn wir von den einzelnen Lokalformen variierender Planktonten auch die Temporalvariation genau kennen, werden wir im Laufe der Zeit imstande sein, eine richtige Systematik auch der schwierigen Gruppen zu geben; nur bei gleichmäßiger Würdigung aller in Betracht kommenden Faktoren werden wir einmal in der Lage sein, die vielfachen Variationen der Planktonten zu verstehen oder, um mich eines bei den Entwicklungsmechanikern beliebten Wortes zu bedienen: Das Variationsproblem zu „beherrschen". Mit einer einzigen Formel dürfte das aber, wie ich mit Timm u. a. annehme, kaum gelingen.

Literatur.

1. Bachmann, H. Cyclotella und ihre Auxosporenbildung. Jahrb. wiss. Botanik. Bd. 39. 1903.
2. Bachmann, H. (s. p. 17 Nr. 2).
3. Bally, W. (s. p. 46 Nr. 5).
4. Brehm, V. Richtigstellung. Verh. zool. bot. Ges. Wien. Bd. 56. 1906.
5. Brehm, V. und Zederbauer, E. B. z. Planktonuntersuchung alpiner Seen IV. Verh. zool. bot. Ges. Wien. Bd. 56. 1906.
6. Brehm, V. und Zederbauer, E (s. p. 237 Nr. 3).
7. Hensen, V. (s. p. 47 Nr. 18).
8. Huber, G. (s. p. 72 Nr. 23).
9. Krätzschmar, H. (s. p. 172 Nr. 19).
10. Langhans, V. Die Ursachen der periodischen Variationen der Planktozoen. Lotos, Prag, 1907.
11. Lauterborn, R. Vorl. Mitt. ü. d. Variationskreis von Anuraea cochlearis. Zool. Anz. Bd. 21. 1898.
12. Lauterborn, R. Der Formenkreis von Anuraea cochlearis. I. u. II. Verh. nat. med. Ver. Heidelberg. N. F. Bd. 6 u. 7. 1901, 1902—1904.
13. Lozeron, H. (s. p. 98 Nr. 28).
14. Müller, O. Sprungweise Mutation bei Melosiren. Ber. bot. Ges. Bd. 21. 1903.
15. Oltmanns, F. (s. p. 228 Nr. 46).
16. Ostwald, W. (s. p. 172 Nr. 25).
17. Popofsky, A. (s. p. 228 Nr. 50).
18. Schröter, C. und Vogler, P. (s. p. 237 Nr. 20).
19. Stenroos, K. E. Das Tierleben im Nurmijärvisee. Acta soc. fauna flora fennica. Bd. 17. 1898.
20. Steuer, A. (s. p. 101 Nr. 10).
21. Stingelin, Th. Über jahreszeitl., individuelle und lokale Variation bei Crustaceen. Forschungsb. Plön. Bd. 5. 1897.
22. Timm, R. (s. p. 98 Nr. 37).
23. Vogler, P. Bisherige Resultate variationsstatistischer Untersuchungen an Planktonorganismen. Plöner Forschungsberichte. Bd. 12. 1905.
24. Wesenberg-Lund, C. (s. p. 238 Nr. 22).
25. Wesenberg-Lund, C. (s. p. 17 Nr. 19).
26. Wesenberg-Lund, C. Ü. d. prakt. Bedeutung d. jährlichen Variationen in d. Viskosität d. Wassers. Intern. Revue d. ges. Hydrobiol. Bd. 2. 1909.

Digitized by Google

27. Wolf, E. (s. p. 72 Nr. 46).
28. Woltereck, R. Über natürliche und künstliche Varietätenbildung bei Daphniden. Verh. d. deutsch. zool. Ges. 1908.
29. Zacharias, O. Biologische Mitteilungen. Forschungsber. Plön. Bd. 1. 1893.
30. Zacharias, O. Über die jahreszeitliche Variation von Hyalodaphnia Kahlbergensis Schödler. Forschungsber. Plön. Bd. 10. 1903.
31. Zschokke, F. (s. p. 48 Nr. 55).

4. Die Fortpflanzungsverhältnisse der Planktonten.

Als wichtiger und auffälliger Unterschied, durch den sich Planktonten von ihren ufer- und grundbewohnenden Verwandten unterscheiden, wird allgemein ihre geringere Vermehrungsfähigkeit angegeben. Diese wird bei Zooplanktonten veranlaßt durch Produktion einer geringeren Anzahl von Eiern; es scheint sogar bei Süßwassercopepoden z. B. die Eizahl in gewissem Sinne im umgekehrten Verhältnisse zur Größe des Wohngewässers zu stehen. E. Wolf findet in einem Eiersack des *Diaptomus gracilis* der kleineren württembergischen Seen bis zu 40 Eier (allerdings kamen zuzeiten auch solche vor mit nur 4—6 Eiern). „Die ♀ ♀ vom Bodensee trugen aber nahezu durchweg nur 2—4 Eier im Eiersack." Ähnlich verhalten sich auch einige Cyclopiden. Interessant ist die Beobachtung von Fuhrmann, „daß die in Hochgebirgsseen pelagisch lebende *Daphnia longispina* Leydig sich vor den Artgenossen der Ebene durch eine sehr bedeutende Zahl gleichzeitig im Brutraum liegender Sommereier und Embryonen auszeichnet Während Individuen der Ebene höchstens 6 Embryonen umschlossen, beherbergten Gebirgs-Daphnien deren oft 16—18." Das gleiche Verhalten lehrte Zschokke der Vergleich noch weiterer *Daphnia*-Arten der Ebene und des Hochgebirges. Ebenso sind auch bei den nordischen Planktoncrustaceen die Eizahlen höher als bei den Bewohnern südlich gelegener Seen. Sven Ekman gibt z. B. als Eizahl an für:

	im Norden	im Süden
Cyclops strenuus (scutifer)	bis 40, meist 15—30	2—14, meist 8
Diaptomus graciloides	bis 20, meist ca. 15	2—5, meist 2.

Überdies wechselt die Eizahl auch mit der Jahreszeit. So hat nach Wesenberg-Lund *Diaptomus graciloides* aus dem dänischen Esromsee im Winter 5—6 Eier in seinem Eiersack; die Zahl wächst zu Beginn der Sexualperiode (März) auf 7—9, gegen Ende derselben (Mai) auf 10—12, fällt dann auf 7—8, und in der Zeit von Juni bis Dezember findet man selten ♀ ♀ mit mehr als 4 Eiern. Nach Ekmans neuesten Untersuchungen scheint es, „als ob bei niedriger Temperatur die relativ meisten Tiere das Fortpflanzungsgeschäft betrieben, bei höherer Temperatur dagegen jedes Einzeltier die meisten Eier" hervorbringen würde.

Digitized by Google

Früher glaubte man die geringe Eizahl aus dem angeblichen Nahrungsmangel zu erklären, durch den sich das freie Wasser von Küste, Ufer und Grund oder kleineren Gewässern unterscheiden soll; man bezeichnete direkt die Planktonten als „Hungerformen". Neuere Forscher möchten unzweifelhaft mit mehr Recht die Herabsetzung der Eimenge mit dem Bedürfnis nach erhöhter Schwebfähigkeit in Beziehung bringen. In diesem Sinne wäre das freie Absetzen der Eier ins Meerwasser als eine besondere Anpassungserscheinung an das Planktonleben zu betrachten und würde dann sogar eine enorme Fruchtbarkeit ermöglichen, wie z. B. bei gewissen Copepoden und Fischen (Damas). Die Weibchen von *Calanus finmarchicus* (Fig. 37 S. 92) tragen bekanntlich die Eier nicht in Säckchen herum, sondern setzen sie einzeln ins Wasser ab. Eines dieser Tiere, das Grobben isolierte, legte 22 Eier ab.

Die größere Eizahl bei den Hochgebirgs- bzw. nordischen Formen werden wir aus der für die Fortpflanzungsgeschäfte so kurz bemessenen Zeit leicht erklären können; damit stimmt auch gut überein, daß nach Zschokke länger ausdauernde Planktontiere der Alpenseen, wie *Cyclops strenuus* und *Diaptomus bacillifer*, deren Fortpflanzungsperiode über einen größeren Zeitraum sich erstreckt als diejenige der Daphnien, gleichzeitig nur wenig zahlreiche Eier hervorbringen. Die größere Fruchtbarkeit der Tümpelformen dürfte sich vielleicht doch aus den besseren Ernährungsverhältnissen ergeben.

Nicht nur bezüglich der größeren Eizahl, sondern auch in ihren Zyklomorphosen, vielleicht auch in der Art der Lokalvarietätenbildung und, wie wir sehen werden, auch in der Art der Fortpflanzungsperioden bilden die Bewohner des Nordens, der Gebirge, der kleineren Gewässer bzw. der Vadalregion der größeren eine biologisch zusammengehörige Gruppe, die sich vielfach durch ursprüngliche biologische und morphologische Merkmale auszeichnet, so daß wir wohl annehmen können, daß sich von ihr die echten Planktonten unserer größeren Seen ableiten lassen. Doch darüber später mehr!

Eine zweite, von der verringerten Eizahl ganz unabhängige, im Detail aber noch wenig beachtete Eigentümlichkeit des Planktons ist das langsame Tempo der Vermehrung, und zwar auch unabhängig von der Temperatur, denn daß die Vermehrung bei niederer Temperatur langsamer erfolgt als bei höherer, ist ja allbekannt.

Ich erinnere hier an die Experimente von Karsten an *Sceletonema* (Fig. 167) in ruhigem und bewegtem Wasser. Karsten fand, daß sich die künstlich, durch das bewegte Wasser schwebend, also planktonisch erhaltenen Sceletonemen nur halb so schnell wie die in den sonst völlig gleich behandelten Kulturen mit ruhig stehendem Wasser vermehrten.

Digitized by Google

Wie aber kann, fragt Karsten, Bewegung oder Ruhe des Mediums so tiefgreifenden Einfluß ausüben? Die Antwort ist diese: der aus normalen Lebensbedingungen zu völliger Ruhe auf dem Boden des Kulturgefäßes gebrachte Organismus wird durch die jetzt in stets gleicher Richtung einwirkende Schwerkraft zu sehr viel energischerer Vermehrung angeregt. Diese Teilungstätigkeit kann ja in vielen Fällen eine ganz abnorme Höhe erreichen. Die im normalen Leben zum Aufbau der Schalen, speziell der den Schwebeapparat bildenden Kieselstäbchen verwandte Energie und Materialmenge geht auf bei der gesteigerten Teilungstätigkeit, und es bleibt für die Ausbildung der (überdies im Ruhezustand ganz unnötigen) Kieselstäbchen nichts übrig. Sobald aber durch passive Bewegung im Wasser das Bedürfnis nach einem Schwebeapparat angeregt wird, muß der Organismus, der gleichzeitig durch stete Lageänderung von der Schwerkraft unabhängig wird, die Vermehrungstätigkeit einschränken und das Material wieder für den Ausbau der Kieselstäbchen verwenden. „Das Verhältnis von Zellvermehrung und Ausrüstung wird nach Maßgabe der äußeren Verhältnisse vom Organismus selbstregulatorisch geregelt."

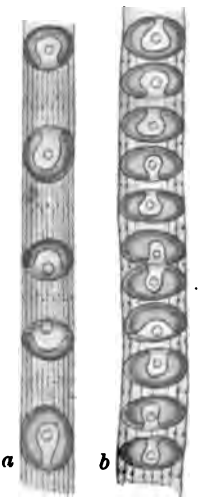


Fig. 167.
Sceletonema costatum (Grev.)
(Nach Karsten.)
a Normal ausgebildete Zellreihe; *b* eine Zellreihe aus einer in ruhig stehendem Wasser gehaltenen Kultur.

Sehr wichtig ist weiters auch folgende Beobachtung Karstens, daß nämlich gegen das Ende der Vegetationszeit die Intervalle zwischen je zwei Zellen kürzer werden. „Vermutlich dient dieses Kürzerwerden der Intervalle, welches einer Verminderung der Schwebfähigkeit gleichkommt, dazu, das Untersinken auf den Grund zu ermöglichen, wo die *Sceletonema*-Individuen der Wiederkehr ihrer Vegetationsperiode harren."

Dadurch wird unsere Aufmerksamkeit auf die tiefgreifenden Beziehungen gelenkt, die zwischen Plankton und Benthos bestehen. Ein großer Teil der Planktonten ist während eines bestimmten Lebensabschnittes auf (allerdings meist nicht aktives) Leben im Benthos angewiesen. Diese direkte Abhängigkeit vom Benthos bringt es mit sich, daß mit dem Kleinerwerden des Wohngewässers sich schrittweise der echt planktonische Charakter der Bewohner des freien Wassers verwischt.

Die in der Entwicklung der Organismen begründeten Beziehungen zwischen Plankton und Benthos sind mehrfacher Art:

Digitized by Google

1. pflegt eine große Anzahl von Planktonten ein Ruhestadium als Cyste oder Dauerei benthonisch zu verbringen;

2. entsenden viele Organismen des Benthos ihre Jugendstadien (Larven) zum Zwecke leichterer Ausbreitung der Art in den planktonischen Lebensbezirk;

3. endlich kann durch Generationswechsel der Lebenszyklus in einen planktonischen und benthonischen geteilt werden. Eine Unterart des Generationswechsels, die Metagenese, d. h. den gesetzmäßigen Wechsel einer geschlechtlichen mit einer oder mehreren ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Generationen (Ammen), finden wir bei Hydroiden und Acalephen. Nur eine einzige der letzteren hat das benthonische Stadium aufgegeben und lebt durchaus planktonisch: *Pelagia* (Fig. 118 S. 203).

Unter den craspedoten Medusen können allein die Trachymedusen als unabhängige Bewohner des freien Meeres angesehen werden, während Anthomedusen und Leptomedusen als Abkömmlinge von Polypen an die Küste oder an treibendes Material von Tieren und Pflanzen gebunden sind, und selbst die Narcomedusen, wenigstens teilweise, dadurch in Abhängigkeit geraten sind, daß ihre Jugendstadien in Trachymedusen schmarotzen (Vanhöffen).

Alle jene Organismen, die zeitlebens planktonisch bleiben, können wir als perennierend oder holoplanktonisch, alle anderen als nur temporär oder periodisch, mero- oder hemiplanktonisch bezeichnen.

Nach der in dieser Weise geschaffenen Einteilung werden wir alle oder doch nahezu alle Hochseeplanktonten perennierend nennen können, während ein großer Teil des Küsten- und Süßwasserplanktons der zweiten Gruppe angehört.

Betrachten wir zunächst aus dieser alle jene Formen, in deren planktonischen Lebenslauf ein Ruhezustand am Grunde des Gewässers eingeschaltet ist. Die biologische Bedeutung dieser Ruhezustände ist dreifacher Art.

1. Lange Zeit glaubte man, sie hätten lediglich den Zweck, ein Aussterben der Art bei ungünstigen Lebensbedingungen zu verhindern, also z. B. bei Nahrungsmangel, Eintrocknen des Wohngewässers, und vor allem während des Winters; man sprach darum von Sommer- und Wintereiern, weil man meinte, daß z. B. Cladoceren und Rotatorien nur während des Winters in jenen Ruhezustand verfallen.

In diese erste Kategorie von Ruhestadien gehören wohl auch die von Haecker entdeckten Dauereier einiger planktonischer Copepoden (Fig. 168).

„Die Beendigung eines solchen Ruhezustandes wird wohl haupt-

Digitized by Google

sächlich durch Temperatureinflüsse herbeigeführt, denn z. B. Wiederunterwassersetzen genügt hierzu in vielen Fällen nicht. So können *Diaptomus*-Eier monatelang im Schlamm eines mit Wasser angefüllten Tümpels liegen, ohne daß sie sich zu Nauplien entwickeln" (Wolf).

Fig. 168.
Dauerei von *Diaptomus vulgaris Schmeil*, äußere Hülle gesprengt. (Nach E. Wolf.)

Ebensowenig müssen aber auch in allen Fällen ungünstige äußere Einflüsse, z. B. Austrocknen des Gewässers, Bildung von Dauereiern zur Folge haben. Zernow berichtet, daß das nach dem Hochwasser der Schoschna (Gouv. Wjatka, NO von Kasan) in einem Tümpel zurückgebliebene Plankton sich alsbald „zu einem Brei von Planktonorganismen entwickelte, daß aber selbst bis zum letzten Momente des Austrocknens fast kein einziges Tier (Rotatorien und Daphnien) Maßnahmen gegen das nahende Verderben traf; Dauereier waren nicht zu finden.

2. Bei durch längere Zeit parthenogenetisch sich fortpflanzenden Planktonten steht der Eintritt in ein Ruhestadium gewöhnlich mit vorhergegangener zweigeschlechtlicher Fortpflanzung in kausalem Zusammenhang.

Der Zeitpunkt des Eintrittes geschlechtlicher Fortpflanzung ist von gewissen „inneren Ursachen" des Organismus abhängig, nach R. Hertwig von der sog. „Kernplasmarelation". Dieser Ausdruck soll besagen, daß für jede Zelle ein bestimmtes Größenverhältnis von Kernmasse zu Zellmasse gegeben ist, welches man durch den Quotienten $\frac{k}{p}$ (d. h. Kernmasse durch Protoplasmamasse dividiert) ausdrücken kann. Nun führt „autogene" Zellentwicklung, wie sie der vegetativen (ungeschlechtlichen) und parthenogenetischen Fortpflanzung eigentümlich ist, zu einer Störung der Kernplasmarelation, indem die Kernsubstanz allzusehr auf Kosten des Plasmas zunimmt; die Kernplasmarelation erleidet daher eine Modifikation nach der männlichen Seite hin, denn für die männlichen Individuen (bei Einzelligen) bzw. die männlichen Geschlechtsprodukte (bei Vielzelligen) ist ja im Gegensatz zu den Weibchen bzw. Eiern das quantitative Vorherrschen des Kernes dem Zellplasma gegenüber charakteristisch. Weiters müssen wir Parthenogenese nach den Ergebnissen der neueren experimentellen Forschung selbst als einen geschlechtsbestimmenden Faktor betrachten, und zwar begünstigt sie

Digitized by Google

offenbar die Entstehung von Männchen, freilich nicht immer sofort, sondern zuweilen, wie bei Cladoceren, erst nach vielen Generationen. „Es müssen hier mehrere, bei manchen Arten sehr zahlreiche Generationen dem Einfluß der Parthenogenesis und der damit verbundenen, durch autogene Entwicklung bedingten Umgestaltung der Kernplasmarelation unterworfen werden, ehe die kumulierte Wirkung ausreicht, um das Auftreten männlicher Tiere zu veranlassen (R. Hertwig).

3. Wir haben also die Einschaltung einer Ruheperiode und im Zusammenhang damit einer digenen Fortpflanzungsperiode als eine prinzipiell bei fast allen temporären Planktonten mögliche Erscheinung kennen gelernt und allein aus „inneren Ursachen" zu erklären versucht, und wir haben somit die wohl immer mitwirkenden „äußeren Ursachen" nur als regulative, in ihrer Stärke wechselnde Faktoren zu betrachten: sie sind es vielleicht, die jenen bestimmten Rhythmus, den Wechsel autogener und amphigener Entwicklung der Planktonten veranlassen, den wir im folgenden an einigen Beispielen beleuchten wollen.

Einer dieser äußeren Faktoren ist das Austrocknen des Wohngewässers. Er fällt für Planktonten nur wenig in Betracht, da meist — in unseren Breiten wenigstens — nur kleinere Wasseransammlungen periodisch auszutrocknen pflegen, denen eben wegen ihrer Kleinheit ein echtes Plankton fehlt. Anders liegen die Verhältnisse in den großen periodischen Seen, die leider biologisch noch ungenügend durchforscht sind. Immerhin war mir schon vor Jahren im periodischen Blatasee (Kroatien) die große Zahl der Ephippien tragenden *Daphnia*-Weibchen aufgefallen (vgl. S. 114 oben).

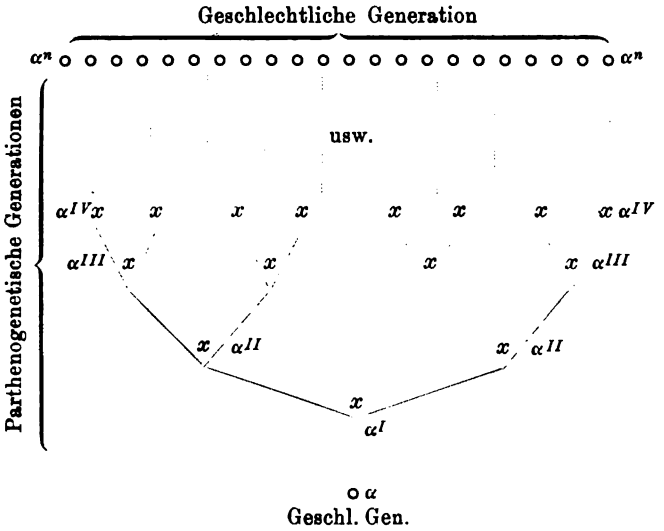
Einen vielleicht nicht ganz unwichtigen Faktor stellt jedenfalls der Verlauf der Temperaturkurve des Wohngewässers dar. Seine Beziehungen zum Fortpflanzungsgeschäft der Cladoceren hat im Anschluß an die oben kurz skizzierten Hertwigschen Ideen Issakowitsch auf experimentellem Wege genauer festzustellen versucht; die Experimente führten ihn zu einer teilweisen Modifikation der älteren Anschauungen Weismanns. Bei gleichbleibenden Ernährungsbedingungen begünstigt nach Issakowitsch gesteigerte Temperatur die Entwicklung der Eikeime zu parthenogenetischen Weibchen; mittlere und niedere Temperaturen rufen, in mit sinkender Temperatur zunehmendem Maße, die Entstehung beider Geschlechter hervor. Aus den Versuchen schien hervorzugehen, daß die zyklische Fortpflanzung der Daphniden durch Temperatureinflüsse abgeändert wird, indem Herabsetzung der Temperatur zunächst die Entstehung von Männchen, im weiteren Verlaufe die Bildung von Wintereiern begünstigt. Mit dem lapidaren Satz: „Zyklen im Sinne Weismanns besitzen die

Digitized by Google

Daphniden nicht", stellte sich allerdings Issakowitsch in schroffen Gegensatz zu allen, die bisher Cladoceren im Freien, nicht lediglich in Laboratorien zu beobachten Gelegenheit hatten, und es war Keilhack und Strohl ein leichtes, durch die neuerliche Beobachtung der Fortpflanzungsverhältnisse des *Polyphemus pediculus* die Unrichtigkeit der Schlußfolgerung Issakowitschs zu beweisen. Tatsächlich gibt es eine Anzahl von Cladoceren, auch unter den marinen (im Triester Golf von Wolf zuerst beobachtet), die selbst mitten im Sommer, jedenfalls vollkommen unabhängig von der Temperatur, Dauereier ablegen, worauf weitere parthenogenetische Generationen folgen, die gewöhnlich erst im Herbst mit einer zweiten Geschlechtsperiode ihren Abschluß finden.

Die Weismannsche Lehre von der zyklischen Fortpflanzung bleibt somit nach wie vor zu Recht bestehen. Wir werden die Dauereierbildung sogar (aus später näher zu erörternden Gründen) als ein ursprüngliches Verhalten anzusehen haben, die Einschaltung der parthenogenetischen Fortpflanzung als eine Anpassung an unseren langen Sommer, da wir unsere heutige Cladocerenfauna als aus dem hohen Norden eingewandert betrachten.

Am einfachsten läßt sich der Verlauf der zyklischen Fortpflanzung mit Popoff nach dem folgenden Schema darstellen, in welchem die einzelnen Punkte (x) ganze Tiere bezeichnen.



Das von einem befruchteten Ei α entstandene parthenogenetische Weibchen α' besteht, wie jedes Metazoon, aus vielen durch Teilung des

Digitized by Google

Eies entstandenen Zellengenerationen, welche sich in somatische und germinative Zellen sondern. Nach einer gewissen Zahl fortlaufender Teilungen entstehen, unter den letzteren, Zellen, welche sich durch einen enorm großen Kern auszeichnen; die Teilung kommt zum Stillstand, d. h. die Zellen sind in Depression geraten. Diese Zellen sind die parthenogenetischen Eier. Sie werden frei. Durch eine Umwälzung in dem Kernapparat, vermöge starker Chromidienbildung und Abschnürung von Richtungskörperchen, wird der Kern vermindert, die Zelle kehrt in den normalen Zustand zurück, und die Teilung beginnt von neuem. Es wird eine neue Reihe von Zellgenerationen gebildet, welche wieder eine Teilung in somatische und germinative Zellen eingehen werden. Diese rege Zellvermehrung bei reichlicher Nahrungszufuhr führt schließlich wieder zu einer Depression der germinativen Zellen. Es entstehen parthenogenetische Eier, welche durch Umwälzung in dem Kernapparat wieder in den normalen Zustand zurückkehren und zum Ausgangspunkt für neue parthenogenetische Generationen werden usw. Diese fortdauernden Depressionen, welche je eine parthenogenetische Generation kennzeichnen, führen schließlich gegen das Ende der Kultur zu Zuständen, welche die weitere parthenogenetische Fortpflanzung unmöglich machen. Die Selbstregulation des Eies durch Chromidienausstoßung und Richtungskörperbildung ist nicht mehr genügend, um es aus dem tiefen Depressionszustande, der gestörten Kernplasmarelation, von neuem zu beleben. So bleibt den germinativen Zellen nur der eine Ausweg: die geschlechtliche Fortpflanzung.

Popoff konnte nun weiters auf eine interessante Parallelerscheinung der hier geschilderten zyklischen Fortpflanzung mit dem Verlauf von Protozoenkulturen hinweisen: In beiden Fällen treten, nach einer gewissen Zahl durch Selbstregulation der Zelle rückgängig gemachter Depressionen, schließlich Zustände ein, die zu so tiefen Depressionen führen, daß deren Defekte durch Selbstregulation nicht mehr überwunden werden können: in dieser Periode tritt der Konjugationstrieb ein.

Die Ursachen der zyklischen Fortpflanzung sind somit dieselben, welche jede lebende Zelle beherrschen, mit der andauernden Funktion derselben verknüpft sind und zu einem wellenförmigen oder rhythmischen Verlauf der Lebensvorgänge führen.

Auch bei Rotatorien findet Krätzschmar eine allmählich wachsende Abnahme der Vitalität der parthenogenetisch sich fortpflanzenden Weibchen, eine Art »seniler Degeneration«, die zur Bildung kleiner Männcheneier und nach dem Ausschlüpfen der Männchen zur geschlechtlichen Befruchtung führt. In der Folge entstehen dann

Digitized by Google

Dauereier, deren Embryonen schon wieder das Vermögen der Parthenogenese ungeschwächt in sich tragen. Bei *Anuraea aculeata* soll mit diesem sexuellen Zyklus auch der »Saisonpolymorphismus« ursächlich zusammenhängen, indem unabhängig von äußeren Einflüssen aus den Dauereiern immer langstachelige Formen hervorgehen (*Anuraea aculeata typica*), die infolge der weiteren parthenogenetischen Fortpflanzung immer mehr degenerieren, kleiner und kurzstacheliger werden (*A. a. brevispina, valga, curvicornis*), bis mit dem Auftreten der Männchen und nachher der Dauereier die Kolonie sich von ihrer Erschöpfung wieder erholt.

Bei den Cladoceren nun können wir nach Weismann poly- (bzw. di-), mono- und azyklische Formen unterscheiden. Bei den ersteren wird die parthenogenetische Fortpflanzung durch viele (oder wenigstens zwei) digenetische Sexualperioden im Jahre unterbrochen, bei den monozyklischen nur durch eine solche; die monozyklischen sollen sich ausschließlich parthenogenetisch fortpflanzen. Wir werden wohl der Wahrheit näher kommen, wenn wir sagen, daß sie sich nur nicht notwendig jedes Jahr wenigstens einmal digenetisch fortpflanzen müssen.

Wie bei der Beurteilung der Zyklomorphosen werden wir auch beim Studium der zyklischen Fortpflanzung bei den Formen des Nordens, der Hochgebirge, in gewissem Sinne vielleicht auch bei den Bewohnern kleiner Gewässer, der Ufer und Küsten, ursprünglichere Verhältnisse vorfinden: das Auftreten der Männchen und Dauereier ist hier eine regelmäßigere Erscheinung. „Arten, die im mittleren und südlichen Europa nur Parthenogenesis kennen, pflanzen sich im Norden auch zweigeschlechtlich fort. . . Die eigentlichen Hochalpengewässer beherbergen nur polyzyklische Cladoceren, d. h. solche, die imstande sind, im Laufe eines Jahres mindestens zweimal Dauereier zu bilden. . . Arten von Cladoceren, die unter günstigen Umständen in der Ebene azyklisch sind und sich nur parthenogenetisch fortpflanzen, bleiben im Hochgebirge unter allen Umständen polyzyklisch (*Chydorus sphaericus*)." Besonders fällt das an der Gattung *Bosmina* auf. Sie hat in Gewässern des Flachlandes die sexuelle Vermehrung nahezu ganz aufgegeben, im Gebirge bleibt sie polyzyklisch (Zschokke).

Ekman glaubt beobachtet zu haben, daß ausnahmsweise Männchen aus Dauereiern der Cladoceren hervorgegangen sind. Es wäre dies „der einzige bekannte Fall unter den Cladoceren, wo die Dauereibrut nicht ausschließlich aus Weibchen besteht."

Im übrigen weicht aber der Entwicklungsgang der alpinen Cladoceren in den meisten Fällen von dem der entsprechenden Arten des Flachlandes prinzipiell nicht ab, nur wird bei dizyklischen Formen

Digitized by Google

im Gebirge mit Rücksicht auf das hier allgemein später erwachende Leben die erste Sexualperiode etwas nach rückwärts, die zweite etwas nach vorwärts verlegt. Umgekehrt wird in der Ebene und in südlichen Zonen die parthenogenetische Fortpflanzungsperiode immer mehr ausgedehnt und dadurch eine Schwächung der Kolonien bedingt. In diesem Sinne können wir z. B. die südlichen Bosminen doch wohl als „degeneriert" betrachten, auch wenn sie noch an manchen Orten, wie in den verschiedenen Gewässern des Oberrheins, nach Lauterborn regelmäßig dizyklisch sind.

Ich möchte noch erwähnen, daß auch die marinen Cladoceren in den nordischen Meeren offenbar häufiger und regelmäßiger Dauereier bilden als z. B. die des Mittelmeeres.

Neben der Temperatur mögen auch Nahrungsmangel und manch andere uns noch unbekannte Faktoren den Fortpflanzungszyklus beeinflussen. Die Verschiedenheiten im Ablauf der Fortpflanzungsperioden werden uns erst verständlich, wenn wir den jeweiligen Zyklus als die Resultierende „innerer" und „äußerer" Ursachen in dem hier dargestellten Sinne auffassen, als etwas in der langen, geschichtlichen Entwicklung unserer Planktonten Gewordenes.

Ähnlich wie bei den Cladoceren liegen auch die Verhältnisse bei den Rotatorien, bei denen wir mit Lauterborn Sommerformen, Winterformen und perennierende Formen unterscheiden können. Die beiden ersten sind meist planktonisch und monozyklisch, die perennierenden können auch in kleinen Tümpeln vorkommen und sind di- oder polyzyklisch, d. h. es treten „Geschlechtsweibchen" mit Dauereiern auf, daneben aber immer noch Jungfernweibchen, die auf parthenogenetischem Wege den Bestand erhalten. Es ist somit hier mit dem Auftreten der Dauereier der Lebenszyklus der Art nicht abgeschlossen. Ähnliche auf Grund verschiedener Fortpflanzungsweisen aufgestellte „biologische Varietäten" entdeckte E. Wolf auch unter den Copepoden; so zerfällt z. B. *Cyclops strenuus* in

1. eine Winter- bzw. Hochgebirgsform, d. i. eine Form, die plötzlich in den Herbstmonaten auftritt, schnell in Fortpflanzung tritt, die den ganzen Winter über in wechselnder Stärke andauert, im Frühjahr aber ebenso plötzlich wieder verschwindet und den ganzen Sommer über nicht mehr zum Vorschein kommt. Im Hochgebirge erscheint die Hauptfortpflanzungsperiode dieser typisch glazialen, stenothermen Kaltwasserform auf den Sommer verlegt; die Ovogenese ist verkürzt, die Eiproduktion (nach Haecker) beschleunigt. In der Ebene und im Hochgebirge ist sie in ihrem Vorkommen an niedere Temperaturen (4—12° C nach Zschokke) gebunden;

Digitized by Google

2. eine Form kleiner Seen und Teiche, die sich das ganze Jahr über fortpflanzt;

3. eine rein pelagische Form, die nur eine größere Fortpflanzungsperiode (im Frühjahr) aufweist.

Ebenso lassen sich bei *Diaptomus vulgaris* zwei Formen unterscheiden, von denen die eine sich während des Winters lebhaft fortpflanzt, während die andere zur Überwinterung Dauereier erzeugt (s. Fig. 168 S. 257).

Aus allen diesen Beispielen ersehen wir, daß im Süßwasser die Beziehungen des Planktons zum Boden des Gewässers recht innige sind, und zwar hauptsächlich bedingt durch das Auftreten von Ruhestadien, während die Beziehungen der zweiten eingangs erwähnten Art, das Entsenden planktonisch lebender Larven von seiten der Grundfauna, nur in wenigen Fällen uns begegnen wird. Ist doch Larvenmangel, wie kürzlich wieder Brehm und Zederbauer mit Nachdruck hervorhoben, ein Hauptmerkmal des Süßwasserplanktons. Die auffallendste Erscheinung ist jedenfalls die Veliger-Larve der *Dreyssensia*-Muschel (Fig. 145 S. 218), ohne Zweifel einer der jüngsten Emigranten aus dem Schwarzen und Kaspischen Meere. Die Larve schwärmt in Mitteleuropa im Frühjahr (Mai, Juni), scheint aber weiter südlich ihre Schwärmzeit auf mehrere Monate auszudehnen.

Interessant ist, daß die marinen Decapoden im Süßwasser, wie z. B. *Caridina wyckii* im Viktoria-Nyansa, ihre Metamorphose vollkommen beibehalten haben (Daday).

Im Haliplankton selbst werden wir noch die meisten Ruhestadien im neritischen Plankton antreffen, namentlich unter den einzelligen Planktonten; doch sehen wir durch die Fortpflanzung zuweilen selbst noch im offenen Meere Beziehungen zwischen Plankton und Benthos gegeben, wo wir sie nicht vermuten würden. So glaubt Wille aus der Verbreitung und der Art des Vorkommens (als Wasserblüte) des bekannten *Trichodesmium erythraeum* Ehbg. (Fig. 32 S. 89) auf eine noch unbekannte Fortpflanzungsart dieses Phytoplanktonten auf dem Meeresgrunde schließen zu dürfen, während sich der Lebenszyklus von *T. thiebauti* Gom. (Fig. 33, S. 90) ausschließlich im freien Wasser abzuspielen scheint; auch von anderen Schizophyceen, *Katagnymene pelagica* und *spiralis* (Fig. 94 S. 192), dürfen wir aus der Art der Verbreitung auf das Vorhandensein noch unbekannter Entwicklungsstadien am Meeresgrunde schließen. Doch das sind wohl nur Ausnahmen. Gewöhnlich werden die Dauerstadien von Hochseeplanktonten nicht bis zum Meeresboden gelangen, sondern nur in tiefere Schichten absinken. Das gilt namentlich von den Ruhezuständen der assimilierenden Phytoplanktonten, die ja in diesem Zustande vom Lichte unabhängig ohne

Digitized by Google

Nachteil in die Tiefe sinken können — wir können sie füglich Schwebesporen nennen. So müssen wir z. B. die von der Pola- und National-Expedition aus 500—2000 m gefischten Halosphaeren mit intakten Chromatophoren (Farbentafel Fig. 5) sowie die wohlbehalten aus 1200 m emporgebrachten *Polycystis*-Zellen als Dauer- oder Schwebesporenstadien ansprechen. Nach Schmitz und Gran machen die wachsenden Halosphaeren vor der Zoosporenbildung einen Häutungsprozeß durch. Aus den Zoosporen (Gameten?) gehen jedenfalls kleinere Halosphaeren-Exemplare hervor, die mit derben, widerstandsfähigen Membranen umkleidet und für das glückliche Überstehen der Ruheperiode mit Reservestoffen angefüllt sind. Während des Emporsteigens dürfte dann durch ein mehrmaliges Abwerfen der Membranen eine Vergrößerung der Halosphaeren bewirkt werden. Die erste Anregung zu einem nach andauerndem Hinabsinken wieder beginnenden Aufsteigen kann aber nach Karsten nur vom lebenden Plasma der Dauersporen ausgehen und ist bedingt durch den ihm innewohnenden periodischen Wechsel, „der genau so auch unsere einheimischen Laubbäume veranlaßt, sich zu bestimmten Zeiten zu entlauben und erst nach einiger Zeit wieder zu belauben, auch wenn sie in ein Klima versetzt wurden, das dauernde Vegetation gestattet."

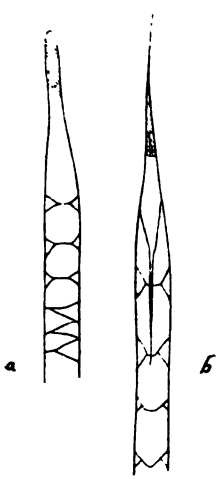


Fig. 169.
Rhizosolenia hebetata (Bail). (Nach Gran.)
a f. hiemalis Gran; b f. semispina (Hensen).

Die Dauersporen der Diatomeen können wir als eine Art Dimorphismus auffassen. Im einfachsten Falle (bei *Melosira hyperborea*) werden bei einer Zellteilung plötzlich zwei neue Schalen gebildet, die von den normalen sehr verschieden sind. Die neuen Tochterzellen haben dann je eine normale dünne und eine dicke Schale. Teilen sich nun diese ungleichwertigen Zellen, so bildet sich nur an der dicken Schale eine voll entwickelte Zelle, eine Dauerspore, die zu Boden sinkt, während die Schwesterzelle an der dünnen Schale bald verkümmert und abstirbt.

Gran machte nun an der in Teilung begriffenen, dickschaligen *Rhizosolenia hebetata* (Fig. 169) die Beobachtung, daß die neuen Schalen vollkommen einer bisher als besondere Art angesehenen, dünnschaligen Form, der *R. semispina* glichen, und es ist daher der Gedanke naheliegend, die *R. hebetata f. hiemalis* als eine Art Dauerspore der dünnschaligen *R. semispina* anzusehen. Die *R. hebetata* würde sich vor allem dadurch von den gewöhnlichen

Digitized by Google

Dauersporen unterscheiden, daß sie nicht zu Boden sinkt, sondern schwebt und sich noch weiter teilt; es gibt sonach nicht nur eine dickwandige Generation, sondern mehrere nacheinander. Einen ähnlichen Dimorphismus beobachtete O. Müller an *Melosiren* aus dem Nyassa- und Müggelsee und erklärte ihn, wie schon früher erwähnt, durch Mutation.

Auf eine weitere eigenartige, als Anpassung an das planktonische Leben zu deutende Fortpflanzungsweise planktonischer Diatomeen machen noch Karsten und Gran aufmerksam; ich meine die Mikrosporenbildung, die bisher bei Arten der Gattungen *Coscinodiscus, Chaetoceras, Rhizosolenia, Biddulphia* und *Corethron* festgestellt werden konnte.

Während die Grundformen, bei denen Mikrosporenbildung bisher nie beobachtet wurde, ihre sexuelle Fortpflanzung, Plasma- und Kernverschmelzung, Chromosomenreduktion usw. in den Akt der Auxosporenbildung eingefügt haben, gehen beide Vorgänge bei den Planktonformen unabhängig nebeneinander her. Sie sind vermöge des Schachtelbaues ihrer Schalen dem Zwange der Auxosporenbildung ebenso unterworfen wie jene. Der Sexualakt aber bildet einen davon völlig getrennten Vorgang. „Die Bildung von Mikrosporen (= Gameten) haben wir als eine Anpassung der Planktondiatomeen an das Leben im freien Wasser aufzufassen" (Karsten).

Die Kopulation von Süßwasserceratien vollzieht sich nach den Untersuchungen von Zederbauer am Caldonazzosee (Trentino) am Boden des Sees, indem die Individuen, welche im Begriff sind, zu kopulieren, durch die zentrale Längsspalte ihres Panzers einen sog. Kopulationsschlauch aussenden. Die Kopulationsschläuche zweier Individuen verwachsen miteinander und ihre Protoplasmakörper vereinigen sich und runden sich zu einer Zygospore ab, die dem einen der Kopulanten noch eine Zeit lang ansitzt.

Auch bei den Tintinnen vollzieht sich nach Laackmann die Sporenbildung in tieferen Wasserschichten oder gar am Grunde. Hier findet die Verschmelzung von Makro- und Mikrosporen statt. Die Embryonen machen ein Latentstadium durch, um in der nächsten Saison als „Jugendformen" im Plankton aufzutreten, die sich durch gänzliches Fehlen des adoralen Wimperkranzes auszeichnen.

Für das tierische Haliplankton ist, wie erwähnt, im Gegensatz zu dem Limnoplankton die große Zahl der von Küsten- und Bodenformen ins freie Wasser entsendeten Larvenformen äußerst charakteristisch. Aber nicht alle führen ein rein pelagisches Leben, wie man erwarten sollte. Da Küste und seichtere Meeresgründe den Geburtsort der Larve, zugleich aber auch den künftigen Wohnsitz der heranwachsenden sessilen oder vagilen Geschlechtsformen darstellen, werden wir

Digitized by Google

selbstredend die reichste Auswahl an solchen Larvenformen in Küstennähe vorfinden. Allein auch hier setzt einem nicht unerheblichen Bruchteil der Larven eine allzu kurz bemessene Schwärmzeit weiterem Vordringen ins freie Wasser ein vorzeitiges Ziel. Das dürfte hauptsächlich für viele Wurmlarven gelten. Schon aus dem Äußeren der Eier und Larven können wir auf eine ausgedehnte oder beschränkte Schwärmzeit schließen. Nach Haecker geben große, dotterreiche und undurchsichtige Eier langsam sich entwickelnde und wenig bewegliche Larven mit kurzer Schwärmzeit, während kleine, dotterarme, durchsichtige Eier rasch sich entwickelnde, echt pelagische Larven liefern. So können einerseits die in der Dotterspeicherung begründete Brutpflege und andererseits die Einrichtungen des pelagischen Schwärmstadiums als Erscheinungen von homologer, ernährungsphysiologischer Bedeutung betrachtet werden. Die echt holoplanktonischen Phyllodociden, Alciopiden, Tomopteriden und Typhloscoleciden haben eine direkte Entwicklung und durchlaufen kein trochophoraähnliches Stadium.

In eigenartigster Weise wird durch besondere Fortpflanzungsverhältnisse der Übergang von benthonischer zu pelagischer Lebensweise bei gewissen Euniciden vermittelt. Die Ausbildung des sog. Palolo der Samoaner stellt eine abweichende Form der Epitokie dar. Bei vielen sich noch ausschließlich geschlechtlich fortpflanzenden Polychaeten erfährt die geschlechtslose (atoke) Jugendform bei der Geschlechtsreife eine Umwandlung in ein wie eine andere Art aussehendes (epitokes) Geschlechtstier. Beim Palolo und einigen verwandten Würmern tritt nun nach Ehlers „in der Art eine atoke und epitoke Form, am Individuum eine atoke und epitoke Körperstrecke auf". Die Würmer selbst leben in Höhlen und Spalten der Korallenriffe im Litoralbezirk (Palolosteine) und werden hier geschlechtsreif. Zweimal im Jahre, in den Monaten Oktober und November, und zwar am Tage des letzten Mondviertels, reißen die hinteren, mit reifen Geschlechtsprodukten angefüllten und entsprechend umgestalteten epitoken Körperstrecken ab und schwimmen unter heftigem Schlängeln und Schlagen in so großen Massen im freien Meere, also pelagisch umher, daß die See an solchen Stellen „mehr fest als flüssig erscheint" und angeblich schon in einer Tiefe von 4 inches (= 10,16 cm) ein Taschentuch unter der Masse der Würmer nicht mehr sichtbar ist (Collin).

Diese Wurmmassen stellen den eigentlichen Palolo, ein vielbegehrtes Gericht der Samoaner, dar. Die Befruchtung und Weiterentwicklung der Eier geschieht ebenfalls im freien Wasser. Der merkwürdige Zusammenhang der Erscheinungszeit des Palolo mit der Mondphase ist nach Friedländer bis auf den heutigen Tag noch ein vollkommen un-

Digitized by Google

gelöstes biologisches Rätsel. Brunelli und Schöner vermuten, daß bei der Epitokie sehr wohl eine in bestimmten Perioden wiederkehrende sexuelle Nervenkrisis im Spiele sein kann und möchten das Steigen und Fallen der Flut gewissermaßen als „erinnernden Reiz" auffassen.

Hier mag auch der im geschlechtsreifen Zustande planktonisch lebende *Polygordius epitocus* Erwähnung finden, den Davydoff im Malayischen Archipel entdeckte. Auch bei diesem Wurm reißt das hintere mit Geschlechtsprodukten angefüllte Körperende ab und schwimmt selbständig weiter, während das Vorderende ein neues Hinterende regeneriert.

Schwierig ist es, für den Zeitpunkt der Geschlechtsreife, des Auftretens von Larvenformen da und dort bestimmte Gründe namhaft zu machen. Diese Schwierigkeiten wachsen noch, wenn wir, wie später gezeigt werden soll, die Verschiedenheiten im Eintritt und in der Dauer der Larvenschwärmzeit in verschiedenen Breiten in Rücksicht ziehen. Daß auch im Meere die Temperatur gewissermaßen als äußerer Antrieb eine große Rolle spielt, ist außer Zweifel. Oft sind Fortpflanzungsgeschäfte und Schwärmzeit der Larven an bestimmte Tageszeiten (oder besser Nachtzeiten) gebunden.

So führt Blanc das massenhafte nächtliche Plankton des Genfersees auf die ausgiebige nächtliche Vermehrung gewisser Planktonten wie *Ceratium hirundinella* und auf die hauptsächlich nachts stattfindende Verwandlung der Copepodennauplien in die geschlechtsreifen Tiere zurück, eine Angabe, die allerdings später von Burckhardt bestritten wurde.

Auch die Radiolarienvermehrung dürfte sich hauptsächlich in der Nacht abspielen, und dasselbe vermutet Lohmann von den Coccolithophoriden.

Die Eier des *Sipunculus* werden „des Nachts ausgeworfen, und zwar mag dies ungefähr um die Mitternachtszeit stattfinden" (Hatschek). Wir werden annehmen dürfen, daß viele planktonische Larvenformen benthonischer Tiere zur Nachtzeit ihre große Reise ins freie Wasser antreten, so auch Fischlarven (Lo Bianco).

Leider besitzen wir über den Ablauf des Vermehrungsrhythmus der Planktonten noch wenige verläßliche Zahlenangaben. Auf ihren Wert zur genauen Feststellung der Planktonproduktion hat schon Hensen hingewiesen. „Mindestens für die hauptsächlich im Plankton vertretenen Pflanzen- und Tierarten muß durch ergänzende Untersuchungen und Beobachtungen die Vermehrungsgeschwindigkeit, die Dauer der einzelnen Entwicklungsstadien unter verschiedenen Lebensbedingungen, das Größenwachstum, und bei den häufigsten Tieren auch das Nahrungsbedürfnis und die Art der Vermehrung festgestellt

Digitized by Google

werden, ehe man zur Berechnung der zahlenmäßig festgestellten Ergebnisse einer auf mindestens ein Jahr sich erstreckenden Fangserie die Produktion ermitteln kann. Das geschieht alsdann am besten in der Weise, daß man von den weniger hervortretenden Pflanzenarten die im ersten Fange konstatierte Menge als Kapital, die Vermehrung als Zinsen auffaßt und nach vorheriger Ermittelung des Vermehrungsfußes dann nach der Zinseszinsrechnung die Jahresproduktion berechnet" (Brandt).

In dieser Weise berechnete Hensen den durchschnittlichen Vermehrungszinsfuß von einer Süßwasser-Peridinee, *Ceratium hirundinella*, zu 1,2; die Zahl besagt, daß jede Zelle sich nach 5 Tagen durchschnittlich geteilt hat. Auf ganz anderem Wege, nämlich auf Grund direkter Beobachtung, kommt Karsten bei der schon oft erwähnten *Sceletonema* (Fig. 167 S. 255) zu einem ähnlichen Resultat. Diese Diatomee teilt sich durchschnittlich schon nach 4 Tagen, besitzt also den Vermehrungszinsfuß 1,25. Später fand Karsten für kleine *Nitzschia*-Arten in Kulturen höhere Zahlen, nämlich 1,5—2,1. Endlich gibt Lohmann noch für einige Ostseeplanktonten folgende Zahlen:

Anabaena baltica . .	ein Vermehrungsfuß	von	1,4—1,5	od.	im	Durchschn.	von	1,45
Eutreptia sp.	„	„	„ 1,3—1,4	„	„	„	„	1,40
Exuviaella baltica . .	„	„	„ 1,2—1,5	„	„	„	„	1,35
Prorocentrum micans	„	„	„ 1,2—1,6	„	„	„	„	1,40

Nehmen wir mit Lohmann 1,3 als durchschnittlichen Vermehrungsfuß des Kieler Phytoplanktons an, so würde ein Individuum in einem Monat, wenn jede Zerstörung ausgeschlossen würde, seine Nachkommenschaft auf 2600 Zellen zu bringen vermögen.

Unter den Zooplanktonten beträgt die Lebensdauer der Rotatorien (die Angaben Maupas über *Hydatina senta* gelten nach Lauterborn vielleicht auch für *Anuraea*) im günstigsten Falle, bei 18° C 13 Tage. Ein bei 15° C abgelegtes *Hydatina*-Ei entwickelt sich erst in 69 Stunden zu einem zum Eierlegen reifen Weibchen, während ein bei 24° C abgelegtes Ei schon nach 32 Stunden ein legereifes Weibchen ergibt.

Am leichtesten läßt sich durch kontinuierliche Planktonbeobachtung das Alter der planktonischen Larven von Benthostieren bestimmen, denn die Schwärmzeit der Art kann uns dann zugleich als Zeitmaß für die Schwärmzeit einzelner Individuen gelten. In der Tat sieht man auch beim Beginn der Schwärmzeit irgendeiner Larve immer nur wenige, sehr junge, kleine Exemplare, während die zuletzt gefischten Tiere groß sind und knapp vor der Umwandlung zum benthonischen Leben stehen. So dauert z. B. nach meinen Untersuchungen im Triester Golf das Larvenleben des *Polygordius* im Durchschnitt

Digitized by Google

etwa 2 Monate, das des *Sipunculus* gegen 3 Monate, nach Hatschek im „Pantano" bei Messina nur einen Monat.

Nach Gardiner soll das Larvenleben der Trochophoren von Anneliden und auch Mollusken im allgemeinen weit kürzer sein, nur 4—5 Tage währen. Fast gleich kurz ist die Schwärmzeit der Planulalarven von Korallen und Actinien (7—8 Tage). Crustaceenlarven, namentlich Zoëen, werden 25—30 Tage alt. Auch Echinodermenlarven vermögen sehr lange (20—30 Tage) im Plankton bis zur vollendeten Metamorphose zu treiben. Unter den Ascidienlarven beträgt die Schwärmzeit der Molgulidenlarve meist nur wenige Stunden, die Larven von *Ascidia mammillata* sollen nach Kowalevsky mehrere Tage schwärmen.

Unter den Fischen kommt ein verhältnismäßig sehr langes Larvenleben den Aalen zu. So sind z. B. die im Juli in die ostpreußischen Flüsse aufsteigenden jungen Aale wenigstens gegen $1^1/_2$ Jahre alt und vermutlich die Nachkommen der fast 3 Jahre früher im Herbst seewärts gewanderten erwachsenen Aale.

Da ein möglichst langandauerndes planktonisches Larvenstadium für die Ausbreitung der Art von hohem Werte ist, werden wir zwischen dem Durchschnittsalter der planktonischen Larven und der Größe des Verbreitungsbezirkes ihrer benthonischen Eltern ein bestimmtes Verhältnis erwarten, und in der Tat lassen sich nach Gardiner aus der größeren oder geringeren Dauer der Schwärmzeit die verwandtschaftlichen Beziehungen der Litoralfaunen einsamer Inselgruppen zu den Nachbargebieten leicht bestimmen und erklären.

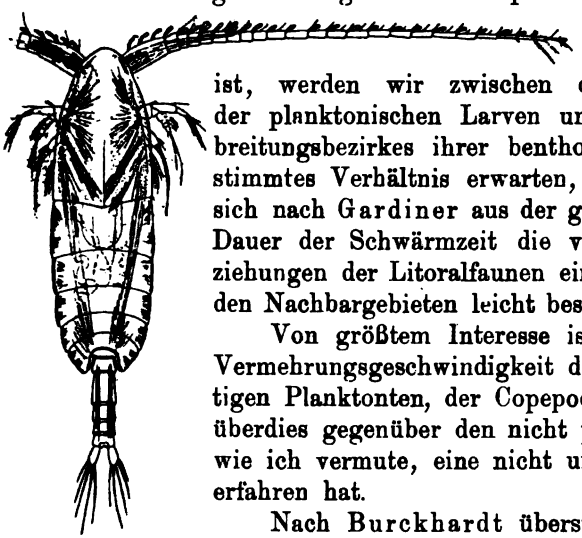


Fig. 170. *Limnocalanus macrurus O. Sars.* (N. G. O. Sars.)

Von größtem Interesse ist die Lebensdauer und Vermehrungsgeschwindigkeit der ökonomisch so wichtigen Planktonten, der Copepoden, deren Lebensdauer überdies gegenüber den nicht planktonischen Formen, wie ich vermute, eine nicht unerhebliche Verkürzung erfahren hat.

Nach Burckhardt übersteigt das Alter unserer Süßwassercopepoden nie 18 Monate. Es wird:

Diaptomus laciniatus	14—18	Monate	alt
Diaptomus gracilis	8?—14	„	„
Cyclops leuckarti	ca. 16	„	„
Cyclops strenuus	8?—14	„	„

Der schwedische *Limnocalanus macrurus* (Fig. 170) wird nach Ekman etwa 1 Jahr alt.

Digitized by Google

Dabei braucht *Diaptomus laciniatus* sicher für die letzten Häutungen vor Erreichung der definitiven äußeren Merkmale und zur Ausreifung bis zur Kopulation und Eiablage volle 200 Tage, d. i. mehr als 6½ Monate und zirka 5½ Monate für die Entwicklung vom Ei bis zum beinahe ausgewachsenen, schon Geschlechtsunterschiede zeigenden Tiere. Bei *Diaptomus gracilis* vergehen von der Ausbildung der sexuellen Charaktere bis zum Beginn der sexuellen Tätigkeit wenigstens 75 Tage, also etwa die Hälfte der für *D. laciniatus* für diese Periode angegebenen Zeit. Die Nauplien von *Cyclops leuckarti* werden zirka 50 Tage alt.

Interessant sind die Unterschiede in der Zeitdauer der Entwicklung nordischer und mitteleuropäischer Copepoden, auf die Ekman aufmerksam macht. Es braucht vom Ausschlüpfen der Nauplien bis zum Austreten der Eier in die Eiersäcke:

	In Nordschweden	In Mitteleuropa
Diaptomus denticornis	2 Monate	wahrscheinlich mehrere, sicher mehr als 2 Monate
„ *graciloides*	etwas mehr als 2 Monate	10 Monate
„ *laciniatus*	kaum 2 Monate	10—11 Monate

Die Entwicklung des schwedischen *Limnocalanus macrurus* nimmt vom Ausschlüpfen bis zum ausgewachsenen Zustande 2 Monate oder etwas mehr in Anspruch.

Über die Lebensgeschichte des wichtigsten marinen Copepoden, des *Calanus finmarchicus* (Fig. 37, S. 92) der Nordmeere, macht Gran folgende Angaben:

1. *C. f.* hat eine für jedes Gebiet bestimmte Fortpflanzungszeit, und die Tiere sterben ab, nachdem sie sich einmal fortgepflanzt haben.

2. Die Fortpflanzungszeit ist an Norwegens Nordküste April-Mai; die Tiere können wahrscheinlich hier ihre ganze Entwicklung in einem Jahre vollenden.

3. Die Lebensdauer wird in verschiedenen Gebieten verschieden sein; äußere Faktoren können auf die Schnelligkeit der Entwicklung und dadurch auf die Lebensdauer einwirken. Eine Erhöhung der Temperatur beschleunigt die Entwicklung, ergibt aber kleinere Individuen; die einzelnen Häutungen und die Geschlechtsreife treten dann schon bei entsprechend kleineren Exemplaren ein.

Aus den Untersuchungen Damas' über den *Calanus finmarchicus* der Nordmeere scheint hervorzugehen, daß sich der Lebenszyklus dieser Copepoden in einem Zirkelstrom abspielt. Im Frühjahr treiben

Digitized by Google

in einer von der Gegend der Insel Jan Mayen nach Süden gehenden Strömung erwachsene Tiere beider Geschlechter und ältere Larvenstadien bis in die Gegend der Faröer, die letzteren vollenden auf diesem Wege ihre Metamorphose, und die aus den massenhaften Eiern ausschlüpfende Brut findet in dem reichen Phytoplankton dieser Breiten ausgiebige Nahrung. Die heranwachsende neue Generation wird dann von einer nordöstlichen Strömung an der norwegischen Küste wieder dem Polarmeere zugeführt, und der Zyklus ist damit geschlossen. Auch in den isländischen Gewässern ist der Frühling die Hauptfortpflanzungsperiode des *Calanus finmarchicus*. Paulsen glaubt jedoch, daß der Frühling nicht die einzige Zeit der Fortpflanzung des *Calanus finmarchicus* sei, da erwachsene Tiere beider Geschlechter zu allen Zeiten des Jahres in größerer Tiefe um Island zu finden sind. Auch in der Adria scheint sich nach meinen Untersuchungen der Entwicklungszyklus mancher Copepoden in Zirkelströmen abzuspielen; es ist auffallend, daß z. B. Jugendstadien einer typischen Warmwasserform, *Sapphirina* (Fig. 136 S. 213), bisher in größter Menge ausschließlich am Nordrand des südlichen Adriabeckens (Höhe von Pelagosa) und in geringerer Anzahl in der nördlichsten Adria gefunden wurden.

Die Cladoceren dürften, wie Burckhardt annimmt, höchstwahrscheinlich viel kürzer leben als die Copepoden und sich jedenfalls bedeutend schneller entwickeln.

Eine weitere Eigentümlichkeit einiger Planktonten ist endlich die frühe Reife der Sexualorgane. Von den in der Tiefe des Genfersees lebenden *Chironomus*-Larven vermutet Forel, daß sie sich auf dem Wege der Pädogenese vermehren und demnach ihre Metamorphose nicht zu Ende führen.

Es wurden weiter vielfach Medusen mit noch nicht vollzähligen Radialkanälen, Randbläschen und Tentakeln geschlechtsreif angetroffen. Dasselbe gilt von jugendlichen Siphonophoren. Diese Verhältnisse leiten zu der eigentümlichen, zyklischen Entwicklungsweise über, die Chun bei einigen Ctenophoren entdeckte und der er den Namen Dissogonie gegeben. Chun machte nämlich die Beobachtung, daß die Larven von *Eucharis* und *Bolina* schon kurz nach dem Verlassen der Eihülle geschlechtsreif werden; nach Abgabe befruchteter Eier werden die Geschlechtsorgane wieder rückgebildet, und die cydippenförmigen Larven verwandeln sich zu den ausgebildeten gelappten Ctenophoren, die nun zum zweiten Male geschlechtsreif werden. Es liegt hier demnach „der merkwürdige Fall einer doppelten geschlechtlichen Tätigkeit eines und desselben Tieres vor, die durch eine komplizierte Metamorphose unterbrochen ist".

Digitized by Google

Chun sucht die Dissogonie aus der Lebensweise der Tiere zu erklären. Bei Cestiden, deren ebenfalls cydippenähnliche Larven im Sommer in tiefere, kühlere Regionen abzusinken vermögen, ist sie nie beobachtet worden. *Eucharis* und *Bolina* sind aber die „typischsten Bewohner der Oberfläche". Chun glaubt daher, daß diese superfizialen planktonischen Tiere, welche zu den zartesten Formen des Pelagials gehören und nicht die geschützten Tiefen aufsuchen, im Interesse der Erhaltung der Art unter dem Einflusse der erhöhten Temperatur die Fähigkeit erlangten, durch Dissogonie eine erstaunliche Vermehrung einzuleiten.

Von einigem Interesse für die praktische Fischerei ist endlich der Einfluß der Temperatur auf die Entwicklung planktonischer Fischeier. Den Forellenzüchtern ist

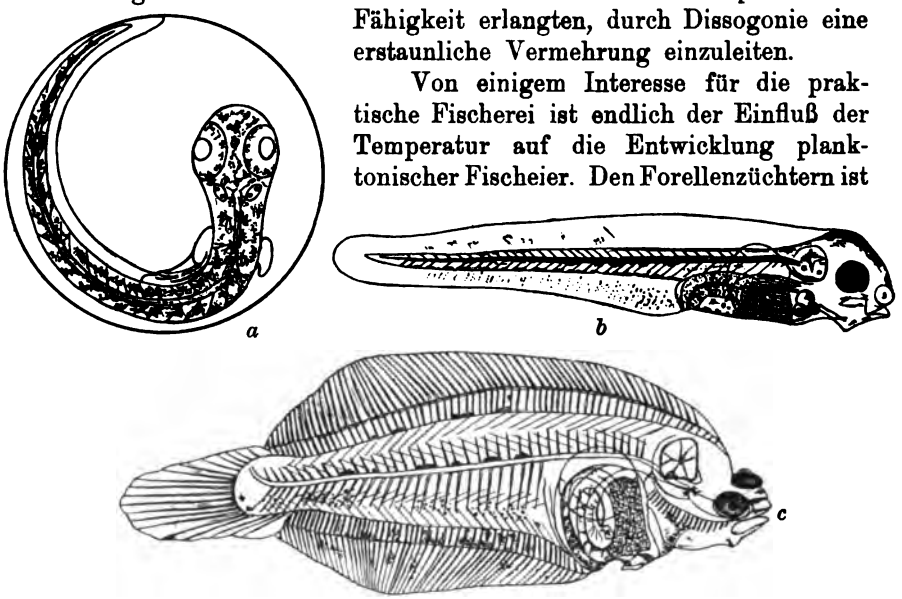


Fig. 171. Entwicklung von *Pleuronectes platessa L.* (Nach Ehrenbaum.)
a Künstlich befruchtetes Ei mit Embryo (Durchmesser 1,95 mm); *b* Larve nach Resorption des Dottersackes (Länge 7,5 mm); *c* Ältere Larve mit dem Auge auf der Kante (Länge 11,8 mm).

längst bekannt, daß die Inkubationsdauer der Eier von *Salmo fontinalis* bei 50° F. 50 Tage in Anspruch nimmt, bei jedem Grad darunter oder darüber verlängert oder verkürzt sie sich dementsprechend um 5 Tage.

Unter Wärmesumme oder Tagesgraden versteht nun der Fischzüchter das Produkt aus der Inkubationsdauer und der mittleren Temperatur des Wassers, in dem die Eier sich entwickeln, und die so erhaltenen Zahlen sind innerhalb gewisser Grenzen konstant.

Zur Angabe der Zeit werden die Zahl der Stunden, für die Temperatur Grade in Celsius angegeben.

Bei *Pleuronectes platessa* (Fig. 171) z. B. betragen nun nach Dannevig:

Digitized by Google

bei	Inkubationsdauer	Tagesgrade
6° C	18 1/4 Tage	109,5
8° C	14 1/3 „	114,7
10° C	12 „	120,0
12° C	10 1/2 „	126,0

Die praktische Bedeutung der Konstanz der Tagesgrade zur Feststellung des richtigen Zeitpunktes des Versandes angebrüteter Fischeier liegt auf der Hand. „In bezug auf Seefische führt Heincke aus, daß man, die Konstanz der Tagesgrade für jede Fischspezies vorausgesetzt, auch die Dauer der Entwicklung der Eier in den verschiedenen Meeresteilen und zu den verschiedenen Jahreszeiten berechnen kann, wenn die mittlere Wassertemperatur für diese Zeit bekannt ist.“ Nach Reibisch läßt sich so auch berechnen, wann irgendwo auf hoher See gefischte Eier abgelegt worden sind.

Literatur.

1. Blanc, H. Plankton noctürne du lac Léman. Bull. Soc. Vaud. Sc. nat. (4). Bd. 34. 1898.
2. Brandt, C. (s. p. 46 Nr. 7).
3. Brehm, V. und Zederbauer, E. (s. p. 237 Nr. 3).
4. Brunelli, C. und Schoener, H. Die Frage d. Fortpflanzungsperiodicität des Palolowurmes. Compt. rend. 6. Congr. intern. Zoologie. Berne 1904.
5. Burckhardt, G. (s. p. 71 Nr. 6).
6. Chun, C. Ctenophoren d. Golfes von Neapel. Fauna u. Flora Neapel. Bd. 1. 1880.
7. Chun, C. (s. p. 71 Nr. 9).
8. Collin, A. (s. p. 97 Nr. 9 u. 22).
9. Daday, E. v. Der postembryonale Entwicklungsgang von Caridina wyckii. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 24. 1907.
10. Damas, D. Notes biologiques sur les copépodes de la mer norvégienne avec une carte. Conseil permanent internat. p. l'expl. de la mer. Nr. 22. 1905.
11. Davydoff, K. Wissenschaftliche Resultate einer Reise nach Java u. a. Inseln d. Malayischen Archipels. III. Zur Morphologie d. Archianneliden. Trav. lab. Zool. et de la station biolog. de Sébastopol prés. de l'Acad. Imp. des Sc. de St. Petersbourg. Nr. 9. 1905. (Russisch, Ref. Zool. Cbl. Bd. 15. Nr. 14. 1908.)
12. Ehlers, E. Über Palolo (Eunice viridis Gr.). Nachr. k. Ges. d. Wissensch. Göttingen; math. phys. Klasse, 1898.
13. Ehlers, E. Über atlant. Palolo. Nachr. k. Ges. d. Wissensch. Göttingen, math. phys. Klasse, 1900.
14. Ekman, S. (s. p. 17 Nr. 7).
15. Ekman, S. (s. p. 71 Nr. 15).
16. Forel, F. A. (s. p. 8 Nr 10).
17. Friedländer, B. Zur Geschichte d. Palolofrage. Zool. Anz. Bd. 27. 1904.
18. Fuhrmann, O. Recherches sur la faune des lacs alpines du Tessin. Revue suisse de zoologie. Bd. 4. 1897.

Digitized by Google

19. Gardiner, J. St. Notes and observations on the distribution of larves of mar. animals. Ann. Mag. Nat Hist. Serie 7. Bd. 14 1904.
20. Gran, H. H. Diatomaceae from the Ice floes and Plankton of the Arctic Ocean. The Norwegian North Polar-Exp. 1893—96. Scient. Results Bd. 4. Nr. 11. 1900.
21. Gran, H. H. (s. p. 71 Nr. 21).
22. Gran, H. H. (s. p. 172 Nr. 13).
23. Grobben, C. Die Entwicklungsgeschichte von Cetochilus septentr. Arb. zool. Inst. Wien. Bd. 3. 1880.
24. Haecker, V. Pelagische Polychaetenlarven. Z. f. wiss. Zool. Bd. 62. 1896.
25. Haecker, V. Ü. d. Schicksal der elterl. u. großelterl. Kernanteile. Jenaische Z. f. Naturw. Bd. 36. (N. F. Bd. 30) 1903.
26. Hatschek, B. Ü. d. Entwicklung d. Sipunculus. Arb. zool. Inst. Wien. Bd. 5. 1883.
27. Hertwig, R. Ü. d. Problem der sexuellen Differenzierung. Verh. deutsch. zool. Ges. 1905.
28. Issakowitsch, A. Die geschlechtsbestimmenden Ursachen bei den Daphniden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 69. 1906. (Biol. Cbl. Bd. 25. 1905.)
29. Karsten, G. (s. p. 172 Nr. 16).
30. Karsten, G. Über farblose Diatomeen. Flora, Ergzgs-Bd. 89. 1901.
31. Keilhack, L. Zur Biologie d. Polyphemus pediculus. Zool. Anz. Bd. 30. 1906.
32. Keilhack, L. Z. Bedeutung d. Generationszyklen b. d. Cladoceren. Intern. Revue f. d. ges. Hydrobiol. Bd. 2. 1909.
33. Krätzschmar, H. (s. p. 172 Nr. 19).
34. Laackmann, H. Ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung der Tintinnen. Zool. Anz. Bd. 30. 1906.
35. Lauterborn, R. Ü. d. zyklische Fortpflanzung limnetischer Rotatorien. Biol. Cbl Bd. 18. 1898.
36. Lo Bianco, S. Sviluppo larvale, metamorfosi e biologia della „Trigla di fango". Mitt. zool. St. Neapel Bd. 19. 1908.
37. Lohmann, H. (s. p. 162 Nr. 53).
38. Müller, O. (s. p. 252 Nr. 14).
39. Paulsen, O. Studies on the biology of Calanus finmarchicus. ... Meddelds. Kommiss. for Havunters. Serie Plankton. Bd. 1. 1906.
40. Popoff, M. Depression d. Protozoenzelle. ... Arch. f. Protistenk. Bd. Suppl. I. 1907.
41. Reibisch, J. Ü. d. Einfluß d. Temperatur auf d. Entwicklg. d. Fischeier. Wiss. Meeresunters. N. F. Bd. 6. Kiel 1902.
42. Schmitz, Fr. Halosphaera, eine neue Gattung grüner Algen aus d. Mittelmeer. Mitt. zool. St. Neapel. Bd. 1. 1879.
43. Steuer, A. (s. p. 101 Nr. 10).
44. Steuer, A. Die Sapphirinen u. Copilien d. Adria. Boll. soc. adriat. sc. nat Trieste. Bd. 24. 1907.
45. Strohl, J. Die Biologie v. Polyphemus pediculus. Zool. Anz. Bd. 32. 1907.
46. Strohl, J. Polyphemusbiologie, Cladocereneier u. Kernplasmarelation. Int. Revue d. ges. Hydrobiol. Bd. 1. 1908.
47. Vanhöffen, E. Die craspedoten Medusen d. deutsch. Tiefsee-Exp. I. Erg. d. d. Tiefsee-Exp. Bd. 3. 1903.
48. Weismann, A. Zur Naturgeschichte der Daphniden. I—VIII. Z. f. wiss. Zool. Bd. 27—33. 1876—1879.

Digitized by Google

49. Wesenberg-Lund, C. (s. p. 17 Nr. 19).
50. Wille, N. (s. p. 101 Nr. 14).
51. Wolf, E. Dauereier u. Ruhezustände bei Copepoden. Zool. Anz. Bd. 27 1904.
52. Wolf, E. (s. p. 72 Nr. 46).
53. Zederbauer, E. Geschlechtl. und ungeschl. Fortpflanzung von Ceratium hirundinella. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 22. 1904.
54. Zernow, S. A. Bemerkungen ü. d. Zooplankton d. Flüsse Schoschna und Wjatka. Bull. soc. imp. am. d. sc. anthr. et ethnol. Bd. 98. 1901. (S. auch Revue internat. pèche et piscicult. Nr. 4. 1900.)
55. Zschokke, F. (s. p. 48 Nr. 55).

5. Die Farbe der Planktonten.[1])

In einem der vorhergehenden Kapitel (S. 88 u. f.) haben wir bereits erfahren, daß das Plankton des Süßwassers sowohl wie das des Meeres unter Umständen imstande ist, durch seine Eigenfarbe die Farbe des Wohngewässers mehr oder minder zu verändern, und wir wollen nun zunächst untersuchen, in welcher Weise das Plankton auch bezüglich seiner Farbe an das Leben im freien Wasser angepaßt ist. Als höchster Grad der Anpassungsfähigkeit wird allgemein Farblosigkeit, verbunden mit Durchsichtigkeit angegeben, wie sie sich bei vielen Hali- und Limnoplanktonten vorfindet; doch ist die Farblosigkeit nie eine absolute. Wenn auch beispielsweise bei einigen Planktonfischen (*Leptocephalus*) sogar die rote Farbe des Blutes eingebüßt wurde, sehen wir doch wenigstens im Auge überall dunkle Pigmentzellen, und die dunklen Augen allein verraten dem geübten Planktonforscher die Anwesenheit solcher Formen im Fangglase. Es scheint, als wären Durchsichtigkeit und Farblosigkeit in erster Linie eine Folge rein physiologischer Vorgänge und erst sekundär durch Auslese als Schutzeinrichtung für die Planktonten von Belang.

Auch Doflein wendet sich gegen den Mißbrauch, der heute vielfach mit dem Begriff „Schutzfärbung" getrieben wird. „Wenn ich die ganze Fülle des Lichtes empfand, welches auf die unendliche Fläche niederstrahlt, stieg in mir der Gedanke auf, ob nicht die kristallene Klarheit der Tiere mit dieser Macht des Lichtes im Zusammenhang stände. Ist es nicht vielleicht für diese Tiere vorteilhaft, wenn die Mehrzahl der Sonnenstrahlen ihren Körper passieren muß, ohne gebrochen und reflektiert, ohne in besondere Energieformen umgesetzt zu werden? Und werden vielleicht besondere Strahlengattungen ausgenützt, wenn sie auf die grellgefärbten Organe im Innern der Tiere fallen? Besteht etwa ein großer kausaler Zusammenhang, welcher

1) vgl. hierzu die Farbentafel!

Digitized by Google

Luft, Wasser und lebende Substanz in bestimmter Weise aufeinander zu wirken zwingt?"

Daß das ungeminderte Licht der Oberflächenlage gewissen Planktonten tatsächlich verderblich ist, geht aus der Beobachtung Karstens hervor, nach der das Phytoplankton an der Oberfläche namentlich in Tropenmeeren sich vielfach in sehr schlechtem Zustande befindet: der Plasmakörper u. z. speziell der Diatomeen, weniger der Peridineen, ist kontrahiert und abgestorben. Nur die Schizophyzeen scheinen in den allerobersten Wasserschichten am besten zu gedeihen. Aus ihrem großen Lichtbedürfnis erklärt sich andererseits auch ihre überaus große Empfindlichkeit gegen Versinken in tiefere Lagen.

Neben völliger Farblosigkeit finden wir blaue, violette und rote Farbentöne am häufigsten vor. Rot zeigt Abstufungen nach Gelb-Braun und findet sich in satten, bis tief dunklen Tönen hauptsächlich bei Tiefseeplanktonten vor.

Grüne Färbungen sind fast ausschließlich auf das Süßwasserplankton beschränkt.

Blau ist nach Brandt die typische Färbung der marinen Oberflächenplanktonten. Insbesondere scheinen Porpiten und Velellen (Fig. 45 S. 105) den tiefblauen warmen Meeren in trefflicher Weise angepaßt (Mimetismus durch Homochromie nach Joubin), was aber nicht zu verhindern vermag, daß sich Albatrosse und Seeschildkröten, Janthinen und Schildfische mit Velellen ihre Mägen füllen (Moseley).

Pouchet machte auf einer Seereise die interessante Beobachtung, daß bei Physalien (Fig. 48, S. 117), je weiter man nach Süden vordringt, das rote Pigment über das blaue vorherrscht.

Partielle tiefblaue Färbung zeigt die bekannte, milchig-weiße *Rhizostoma pulmo* (Farbentafel Fig. 1) an den Randläppchen und Armkrausen. Eine interessante Anpassung an das pelagische Leben stellen jedenfalls unter den Aktinien die blauen Minyaden dar.

Unter den Würmern möchte ich an eine allerdings noch höchst mangelhaft bekannte Polyclade *Planaria velellae* Lesson aus dem Atlantik erinnern, die weißlich gefärbt ist mit blauem Gastrovascularapparat, also der Farbe nach mit den Velellen übereinstimmt, „an die sich die Tiere anheften und von denen sie sich ernähren". (Lang).

Ein blauer Farbstoff tritt weiter in den Nestern der koloniebildenden Radiolarien auf.

Blau sind zahlreiche, haliplanktonische Crustaceen: der Decapode *Virbius*, unter den Copepoden die bekannte *Anomalocera* (Farbentafel Fig. 4), die ich an den Küsten der „blauen Adria" oft in großen Scharen am Wasserspiegel beobachtete. Auch bei Süßwassercopepoden

Digitized by Google

werden zuweilen u. z. im Sommer, blaue Farbentöne beobachtet, so bei *Diaptomus vulgaris* (= *coeruleus*). Ebenso gefärbt sind mitunter Holopedien (Fig. 12, S. 28) und die Ovarien der Bosminen (Fig. 163, S. 243); die Embryonen der *Bosmina coregoni* des Achensees findet Brehm „prachtvoll saphirblau".

Violette Töne finden wir, wie erwähnt, bei tropischen Physalien, außerdem bei vielen Molluskenlarven. Die Veilchenschnecken, Janthinen (Farbentafel Fig. 2), verdanken ihren Namen ihrer Farbe.

Als Schutzfärbung deutet *Lo Bianco* die prächtigen blauen Tinten auf der Rückenseite pelagischer Jungfische (Mullus), sowie die silberweiße Bauchseite. Wenn man nämlich von unten her, aus dem Wasser in die Luft blickt, erscheint die Wasserfläche silberglänzend (Popoff, Kapelkin).

Grüne Farben werden, wenn wir von den zuweilen im Süßwasser stark vortretenden chlorophyllhaltigen Phytoplanktonten absehen, sowie von jenen Zooplanktonten, die ihre teilweise grüne Färbung unzweifelhaft ihrer vegetabilischen Nahrung verdanken, nur sehr selten angetroffen. Unter den Haliplanktonten erwähne ich *Halosphaera* (Farbentafel Fig. 5) und *Eutreptia* (Fig. 38, S. 93). Manche Planktoncopepoden zeigen blaugrüne Farbentöne. Brandt sah einmal eine grüne Balanoglossuslarve. Schon Joh. Müller fiel die grüne Farbe des Darmes mancher Echinodermenlarven auf.

Grünes Pigment finden wir weiters bei manchen Wurmlarven, u. z. handelt es sich hier sicher nicht immer um mit der Nahrung aufgenommenes Chlorophyll. Die reichere, grüne Pigmentierung mancher *Echiuruslarven* soll nach Hatschek durch schlechtere Lebensverhältnisse, vielleicht auch mangelhaftere Nahrung bedingt sein.

Helles Gelb, Gelbrot und Braun finden sich nicht oft, so bei einigen Quallen (*Chrysaora*) (Farbentafel Fig. 6) und Turbellarien. Geradezu charakteristisch ist nach Simroth gelbbraun (neben violett) für die pelagischen Gastropoden. Hellbraun sind weiter bisweilen Tomopteriden, Alciopiden, *Eucharis* und Salpen, gelblich die *Arachnactis*-larven, gelbes, aber auch grünes und braunes Pigment wurde bei einigen Sphaerozoen beobachtet, ganz dunkle, fast schwarze Farbentöne finden wir endlich an den Extremitäten einiger Copepoden (*Candace*).

Die rote Farbe gilt als typisch für die Bewohner kalter Gewässer. Im Süßwasser sind es neben dem Rädertier *Pedalium fennicum* vorzüglich Arten der Gattungen *Cyclops* und *Diaptomus*, die sich durch solche Farben auszeichnen: hochrot ist nach Frič der *Diaptomus denticornis* des Böhmerwaldes, grellzinnoberrot *D. graciloides* des

Digitized by Google

Gemündener Maars; karmoisinrot nennt Richard die Diaptomiden des Kaukasus, und paprikarot findet v. Daday den *D. bacillifer* der Tatraseen. Zschokke sagt: Ein weit verbreitetes Merkmal von *Cyclops strenuus* im Hochgebirge ist seine äußerst lebhafte Rotfärbung. Sie findet sich außerdem bei hochnordischen Formen und — nur im Winter — bei den Bewohnern der tiefer gelegenen Seen und Teiche. So war es naheliegend, die Rotfärbung mit der tiefen Temperatur der Wohngewässer in Beziehung zu bringen, und Brehm kam zu der Ansicht, „es liege hier ein Kälteschutzmittel vor, indem diese roten Farbstoffe die Fähigkeit hätten, Schwingungszustände des Äthers zu modifizieren, nämlich Licht in Wärme umzusetzen". Auch bei überwinternden Sporen zahlreicher Algen entstehen plötzlich rote Farbstoffe, wie bei *Eudorina* (Fig. 39, S. 93), *Pandorina*, *Sphaeroplea* u. dgl., während die grünen Algen im Sommer keine solchen Färbungen zeigen.

Indessen scheint der Farbenwechsel der Copepoden (farblos oder blau im Sommer, rot im Winter) nicht ausschließlich von der Jahreszeit, sondern z. T. wenigstens auch vom Alter der Individuen beeinflußt zu werden. Nach *E. Wolf* sind nämlich im Titisee die jüngeren Stadien von *Cyclops strenuus* tief rot gefärbt, die erwachsenen Tiere aber sehen gelblich aus. Ziehen wir in dieser Frage zum Vergleich das Haliplankton heran, so erscheinen auf den ersten Blick die in nordischen Meeren so häufigen Schwärme roter Copepoden (*Calanus finmarchicus*, Fig. 37, S. 92) sehr zugunsten der oben erwähnten Hypothese zu sprechen, sowie nicht minder die Tatsache, daß auch bei Planktonten der Tiefsee wiederum rote Farben vorherrschen, die außerdem hier im blauen Lichte dunkel und schwerer wahrnehmbar sein müssen (Farbentafel Fig. 7—9). „Rot ist also in den Tiefen des Meeres, die nur durch blaues Dämmerlicht erhellt werden, ebenso eine Schutzfarbe wie Schwarz" sagt Seeliger.

Durch purpurne, violette oder bräunliche Töne sind die charakteristischen Tiefseemedusen *Atolla* (Farbentafel Fig. 10) und *Periphylla* ausgezeichnet, „intensiv rot" gefärbt ist nach *Woltereck* der Conus der in der Tiefsee lebenden *Velella*larve (s. Fig. 210, S. 379), schwärzlich-violett der Magen einer von der „Valdivia" entdeckten, echten Tiefsee-Rippenqualle. Die schon früher erwähnte Tiefsee-Holothurie *Pelagothuria ludwigi* (Fig. 20, S. 42) ist nach Chun leicht rosa gefärbt, das Hinterende zeigt einen dunkleren, violetten Ton. Rot oder gelblich schimmern Pfeilwürmer (Sagitten), Typhloscoleciden und die seltene Pelagonemertes der Tiefsee, orangerot glänzen die Schalen des Ostracoden *Gigantocypris* (Farbentafel Fig. 8), ziegelrot sind die der *Conchoecia valdiviae*,

Digitized by Google

hochrot oder schwarzbraun sind bathypelagische Schizopoden und Amphipoden; als tief dunkel, selbst schwarz, selten nur silberglänzend oder bunt gefärbt werden uns die Tiefseefische geschildert. Es ist auffallend, daß bei Stufenfängen von den Fischen der Gattung *Cyclothone* (Farbentafel Fig. 11) lediglich die stärker pigmentierten Arten (*livida, acclinidens, microdon, obscura*) in der Tiefe, die wenig pigmentierten, weißlich erscheinenden (*C. signata*) mehr in den oberflächlichen Schichten gefangen wurden (Brauer).

Es ergeben sich somit die Möglichkeiten, die rote Färbung der Tiefseefauna als Anpassung an die tiefe Temperatur der abyssalen Regionen zu deuten, oder als Schutzfärbung. Brauer meint, das dunkle Kleid leuchtender Tiefseefische gebe nur einen Untergrund ab, von dem sich das verschiedenfarbige Licht der Leuchtorgane um so besser abheben würde.

Jedenfalls finden wir in den oberen Meeresschichten keineswegs das rote Pigment auf Kaltwasserformen beschränkt. Im Triester Golf ist temporäre Rotfärbung einzelner Planktonten eine seltene Erscheinung. Während meiner sechsjährigen Planktonuntersuchungen konstatierte ich nur einmal (Juni und Juli 1902) rote Ophioplutei; Spatangidenplutei bildeten am 23. Juli 1902 im Sammelglase einen rötlichen Filz, und am 1. April fand ich einmal eine zart rosarot gefärbte *Oicopleura* Häufiger tritt Rotfärbung weiter im Süden auf. Krämer sammelte rote Copepoden im Roten Meere u. z. im Hochsommer. In derselben Jahreszeit machte ich auf einer Reise von Triest nach Alexandrien (1905) folgende Beobachtung: Ungefähr auf der Höhe der Insel Busi (43° n. B.) traten in dem regelmäßig mit der Schiffspumpe gepumpten Plankton die ersten intensiv rot gefärbten Copepoden auf, aber erst auf der Höhe von Pelagosa war die Rotfärbung des Planktons allgemein (Acanthometriden, Tintinnen, Annelidenlarven, Muschel- und Schneckenlarven, Copepoden und deren Nauplien). Die Temperatur des adriatischen Oberflächenwassers erreichte hier das Maximum (26, 6° C). Weiter südlich war das Plankton wieder farblos und erst im Mittelmeer auf der Höhe von Kephalonia, wiederum an der Stelle eines Temperaturmaximums (27° C) fielen mir einige Planktonten (Pteropoden) durch ihre hellrote Färbung auf.

Aus diesen Beobachtungen ersieht man, daß Rotfärbung nicht nur auf Kaltwasser beschränkt ist.

Es mögen dabei noch manch andere Momente mitspielen. Eine Chlorophycee, *Botryococcus brauni* Kütz., ist in den Schweizer Seen rot während des Winters und grün zur Sommerszeit. In dänischen Seen aber ist sie nach Wesenberg-Lund im Sommer rot und im

Digitized by Google

Winter grün. Wenn wir nun mit Chodat annehmen, daß das rote Öl das Chlorophyll vor zu intensiver Belichtung schützt, ließe sich die Verschiedenheit des Verhaltens der Alge vielleicht verstehen: in der Schweiz fällt die größte Zahl der klaren Tage auf den Winter, in Dänemark aber auf den Sommer. Die Alge schützt somit hier wie dort das Chlorophyll zur richtigen Zeit vor zu intensiver Belichtung. Während sich im Lago die Muzzano, der sich im Sommer stark erwärmt, jahraus, jahrein nur braunrote Kolonien finden, kommen allerdings in anderen Seen braune und grüne Kolonien nebeneinander vor (Amberg). Aber im Annecysee konnte le Roux die Beobachtung machen, daß diese Algen sich im Winter nach einer Reihe klarer, sonniger Tage rot färbten. Auch die roten „Augenflecke" des *Ceratium* möchte le Roux als „Lichtschirm" bei zu starker Beleuchtung deuten, da er sie hauptsächlich in der warmen Jahreszeit sah. Damit wäre dann die Beobachtung von Zacharias in Einklang zu bringen, daß Ceratien mit Augenfleck bisher hauptsächlich in südlichen Seen gefunden wurden. Weiters findet es Klausener, der die „Blutseen" der Hochalpen untersuchte, auffallend, daß *Euglena sanguinea* in roter Form stets nur in solchen Tümpeln angetroffen wird, die stark von der Sonne durchleuchtet werden. In dieser Weise ließe sich auch die Rotfärbung der Salinenfauna erklären (*Dunaliella*) (Fig. 34, S. 91). Die Intensität der Rotfärbung ist der Lichtintensität proportional: der Farbstoff verschwindet, wenn die Flagellaten im Dunkeln gehalten werden. Im Sommer 1906, der reich war an sonnigen Tagen, war auch *Euglena sanguinea* äußerst massenhaft und stark gerötet. 1907 war das Gegenteil der Fall.

Die rote Färbung der Copepoden endlich wird sich in manchen Fällen leicht aus der Nahrung der Tiere ergeben. Wesenberg-Lund erwähnt, daß in dänischen Seen die Copepoden kurz nach dem Produktionsmaximum der Melosiren, ihrer Nahrung, am meisten von roten Ölkügelchen erfüllt sind, und er vermutet daher, daß die Rotfärbung der erwähnten Kruster auf die mit der Nahrung aufgenommenen Ölkügelchen der Diatomeen zurückzuführen sei.

* * *

Versuchen wir nun, die Zooplanktonten, die hier ja fast ausschließlich in Betracht kommen, nach ihrer Färbung in ein biologisches System zu bringen. Rücksichtlich des Hochseeplanktons können wir da mit Brandt u. a. in vertikaler Richtung drei Zonen unterscheiden:

Unter den Bewohnern der obersten Schichten treffen wir, wie wir

Digitized by Google

schon eingangs erwähnten (als Anpassung an die blaue Farbe südlicher Meere), nicht selten blaues Pigment an. Dementsprechend sollte man grüne Farbentöne bei den Planktonten der kalten grünen Meere vermuten; wir haben aber gehört, daß grüne Farben überhaupt bei Planktozoen äußerst selten vorkommen.

Vollständige Transparenz findet sich bei Tieren, „die nicht ihr ganzes Leben am Meeresspiegel zubringen, sondern zeitweilig auch in einiger Tiefe sich aufhalten"; zu diesen farblosen Bewohnern tieferer Wasserschichten, für die vollständige Farblosigkeit jedenfalls vorteilhafter ist als reines Blau, zählt Brandt Vertreter der Radiolarien, craspedoten Medusen, Siphonophoren, Sagitten und Borstenwürmer, ferner einige Pteropoden und Heteropoden, Phyllirhoen, *Echinospira* sowie kleine Tintenfische (*Cranchia*), von Krebsen Phronimiden, Schizopoden, *Lucifer*, weiters Feuerwalzen und Salpen, sowie endlich einige Fische (*Plagusia, Leptocephalus*).

Schärfer als diese beiden Gruppen ist jedenfalls die dritte umschrieben, zu denen wir die eigentlichen Tiefseeplanktonten mit ihren roten, braunen, tiefvioletten bis samtschwarzen Farbentönen zu stellen hätten.

Fig. 172.
Chydorus sphaericus O. F. M.
(Nach Steuer.)

Im Süßwasser sind die Zooplanktonten großer Seen größtenteils farblos.

Aber auch in horizontaler Richtung, d. h. wenn wir die Bewohner des freien Wassers mit den Küstenformen bzw. im Süßwasser mit den Planktonten der Uferregion oder kleinerer Teiche vergleichen, wird es uns auffallen, daß hier die Färbungen häufiger und intensiver sind wie bei den Planktonten des freien Wassers. So ist der *Cyclops strenuus* unserer großen Seen gewöhnlich völlig farblos, während in Torfmoordistrikten diese Copepoden ein braunes Aussehen besitzen (E. Wolf). Ähnliche Farbenunterschiede wurden an europäischen und nordamerikanischen Diaptomiden festgestellt, ferner an Daphniden (*D. hyalina* und *longispina*). Die nur in einigen Seen planktonisch lebenden Ufer-Cladoceren *Chydorus sphaericus* (Fig. 172) und *Alonella nana* verraten sofort durch ihre Färbung ihre Herkunft.

Bezüglich des Haliplanktons machte Vanhöffen auf Grund der Valdivia-Ausbeute die interessante Wahrnehmung, daß die Gonaden der craspedoten Hochseemedusen glashell (*Aglaura, Rhopalonema, Cunina, Aegineta* usw.) oder grau, milchig, die der Küstenformen dagegen bunt (grün, grellweiß, braun, rot) gefärbt sind.

Digitized by Google

Resumierend können wir die bei Zooplanktonten auftretenden Farben in folgender Weise gruppieren:

1. Farblosigkeit und Hyalinität als angeblich vollkommenste Anpassung an das planktonische Leben, denn durchaus nicht alle vollkommen durchsichtigen und farblosen Planktozoen müssen deswegen ausnahmslos planktonisch leben, wie *Leptodora* (Fig. 79, S. 164) lehrt, das klassische Beispiel eines Limnoplanktonten, der auch in ganz seichten Teichen und Wassergräben gefunden wurde.

2. Blaue und violette Farben als Anpassung an das blaue Wasser warmer Meere. Die blauen Farben sind zuweilen nur auf die dem Wasserspiegel zugekehrte Seite beschränkt, so ist bei manchen Jungfischen die Rückenseite blau und die Bauchseite silberweiß, bei *Glaucus* die Bauchseite blau, die beim Schweben nach unten gekehrte Rückenseite aber silberweiß. Weiße Flecken auf blauem Grunde, wie sie sich bei manchen fliegenden Fischen auf der Rückenseite vorfinden, werden ebenfalls als Anpassungserscheinung an die bewegte, schäumende See aufgefaßt. Von den Veilchenschnecken, den Janthinen, sagt Hensen: „An ihrem schaumigen Speichel hängend, der als Segel dient und ein Schutz gegen Wasservögel ist, weil er auf das täuschendste die Flocken des Wellenschaumes nachahmt, treiben sie dahin, gegen die Meeresbewohner durch die blaue Farbe ihrer Schalen gedeckt."

3. Die roten, braunroten oder dunkelvioletten Farbentöne der abyssalen Zooplanktonten werden, wie wir bereits erwähnten, mit den Licht- und Temperaturverhältnissen des kalten Tiefenwassers in Beziehung gebracht. Von den grellroten Tieren, die gewöhnlich in großen Schwärmen an der Meeresoberfläche angetroffen werden (Calaniden), wird vermutet, daß sie wegen ihrer enormen Vermehrung keiner besonderen Schutzfärbung bedürfen.

4. Auffallend grelles, gelbes oder sehr buntes Kolorit, wie wir es, zuweilen noch verbunden mit auffallenden Zeichnungen (Sterne, Flecken), an Schirmen und Armkrausen stark nesselnder Quallen beobachten, wird als Schreckmittel gedeutet (Bsp.: Ockerfarbe der Nesselfäden blauer Physalien, dunkler Stern auf der gelben Umbrella der *Chrysaora*, gelbe und violette Arme der *Cotylorhiza*).

5. In ihrer Färbung in keiner Weise angepaßte Planktonten sind zuweilen durch ihren Comensalismus geschützt. So wie die nektonischen, dunkel gestreiften *Naucrates ductor* als „Piloten der Haie" vor Feinden sicher sind, suchen *Nomeus gronovi* als Comensale der nesselnden Velellen und Physalien, planktonische Jungfische von *Stromateus*, *Centrolophus*, *Caranx*, *Atherina*, *Gadus* u. a. unter dem Schirme großer Quallen (*Rhizostoma*, *Cyanea*) Schutz.

Digitized by Google

6. Am vorteilhaftesten in Farbe und Zeichnung der Umgebung angepaßt ist jedenfalls die eigenartige Fauna der Sargassosee, die, wenngleich nicht mehr zum typischen Plankton gehörend, doch nicht übergangen werden kann. Grünliche und bräunliche Töne herrschen vor. Dabei ist die Grundfarbe marmoriert oder weißgefleckt. Die Anpassung in Farbe und Zeichnung findet sich aber nicht bei den festsitzenden, sondern nur bei kriechenden oder schwimmenden Formen der Sargassosee (unter den Strudelwürmern Arten von *Planocera*, von Decapoden Arten der Gattungen *Leander*, *Latreutes*, *Virbius*, die Krabben *Nautilograpsus*, *Neptunus*, von Schnecken Arten der Genera *Litiopa*, *Scyllaea*, *Spurilla*, endlich unter den Fischen der Sargassosee der durch Farbe, Zeichnung und die Form seiner Anhänge wunderbar angepaßte *Antennarius marmoratus* und eine Seenadel, *Syngnathus pelagicus* [Mimikry]).

Bei einigen der erwähnten Sargassoumbewohner, nämlich *Nautilograpsus minutus* und *Virbius acuminatus*, wurde überdies auch Farbenwechsel beobachtet. Nach Brandt sind diese Crustaceen nämlich nur im Sargasso braun und werden blau, sobald sie sich an blaue oder weiße Hochseetiere anklammern.

Endlich erscheinen auch die grünen Idotheen den treibenden Fucus- und Zosterabündeln, an denen oder in deren Nähe sie leben, in ihrer Färbung angepaßt.

7) Besonders bunte Farben, wie sie im Süßwasserplankton von Weismann zuerst an *Bythotrephes* (Fig. 123, S. 207), später aber auch von jüngeren Zoologen an anderen Cladoceren (*Holopedium*, *Bosmina*, *Daphnia rectifrons*), an Copepoden (*Diaptomus*) und von Lauterborn in gleicher Schönheit an Rotatorien (*Pedalion mirum*, *Anuraea cochlearis* usw.) beobachtet wurden, hielt Weismann für Schmuckfarben und scheint ebenso wie Scheffelt auch heute noch daran festzuhalten, daß sie durch geschlechtliche Zuchtwahl entstanden sind, obwohl die Unrichtigkeit dieser Annahme schon 1895 von A. Frič unzweifelhaft festgestellt wurde. Die Farben treten nämlich bei den Weibchen von *Holopedium* (Fig. 12, S. 28) auf, ehe es noch Männchen gibt, und sie sind verschwunden, wenn die Männchen auftreten. Das Auftreten der bunten Farben sollte vielmehr durch reichlichere Nahrung und wärmeres Wasser bedingt sein.

Mit mehr Berechtigung könnte man bei einem marinen Copepodengenus von „Schmuckfarben" reden, die hier, wenn vorhanden, fast ausschließlich dem männlichen Geschlecht zukommen; ich meine die Sapphirinen (Fig. 173). Wie kleine, in prächtigem Farbenspiel irisierende Perlmutterschüppchen glänzen sie dem Beobachter oft schon

Digitized by Google

aus beträchtlicher Tiefe entgegen, während die schmucklosen Weibchen ein mehr zurückgezogenes Leben in den Kristallpalästen der Salpen dem freien Schwärmen ihrer schmucken Galans vorzuziehen pflegen.

Die Sapphirinen sind nicht die einzigen, lebhaft irisierenden Planktonten. Maas hat, wie Doflein erzählt, auch bei Medusen Ähnliches beobachtet, u. z. besitzen nur die in mittleren, schwach durchleuchteten Meeresschichten lebenden einen stark irisierenden Glanz, während die entsprechenden Formen der Oberfläche durchsichtig, glanzlos, diejenigen der größeren Tiefen purpurn gefärbt sind. Eine analoge Erscheinung fand Doflein weitverbreitet bei den Benthostieren der mittleren Tiefen von 200—600 m der Sagamibucht in Japan, bei Hornkorallen, Hydroidpolypen, Würmern und Krebsen, besonders Paguriden; sie alle sind durch einen schimmernden Glanz ihrer Skelettelemente ausgezeichnet. Bei bestimmtem Einfall von schwachem Licht kann der Eindruck hervorgerufen werden, als leuchteten sie. Doflein vermutet daher, „daß dieser Glanz dieselbe biologische Bedeutung hat wie das Phosphoreszieren von Nacht- und Tiefseetieren: daß er zur Erkennung der zusammengehörenden Tiere einer Art, zum gegenseitigen Auffinden der Geschlechter und zur Anlockung von Beutetieren dient."

Fig. 173. *Sapphirina oratolanceolata Dana*. (Nach Haeckel.)

Unter dem Mikroskop läßt sich an dem Panzer der *Sapphirina*-Männchen ein buntfarbiges, zuweilen wie in Sprünge und Risse zerspaltenes Gefüge von Tafeln unterscheiden; die Tafeln selbst wieder bestehen aus aneinandergereihten, nur 1—2 μ langen Stäbchen, die sich wie optisch einachsige negative Kristalle verhalten. Ambronn konnte schon an gut konservierten Präparaten erkennen, daß die Farben sich von lebhaftem Blau durch Indigo, Violett, Rot, Orange in Gelb ändern, wenn man den Einfallwinkel der Lichtstrahlen allmählich ändert; ferner beobachtete er, daß die Farben im auffallenden Licht stets Komplementärfarben derjenigen waren, welche sich beim durchfallenden Lichte zeigten, daß also beispielsweise blau leuchtende Stellen im durchfallenden Lichte gelb, rote dagegen grünlich erschienen. Diese Beobachtungen sprechen dafür, daß wir es hier mit Interferenzfarben zu tun haben u. z. mit solchen, wie sie in sehr dünnen Schichten auftreten. Ambronn vermutet, daß zwischen der

Digitized by Google

Chitinhülle und der früher erwähnten zu Tafeln angeordneten Stäbchenschicht eine morphologisch nicht näher zu charakterisierende Schicht von schwacher Lichtbrechung vorhanden ist, welche als das wirksame, dünne Blättchen anzusehen wäre; die Stäbchenschicht würde dann wohl als eine stark reflektierende Schicht mittelbar die Intensität der Farben erhöhen.

Andere oft prachtvolle Farbenerscheinungen, wie sie z. B. an den Flimmerplättchen gewisser Rippenquallen, Arten der Gattung *Beroe*, *Eucharis* und dgl., auftreten, dürften nach Ambronn „aus der zarten Streifung dieser Plättchen als Spektralfarben, die durch ein enges Gitter hervorgerufen werden", zu erklären sein.

Sehr anziehend weiß Chun das Farbenspiel des Venusgürtels zu schildern: „Als ich vom Boote aus einen *Cestus* vorsichtig in ein Gefäß schöpfte, erglänzte nach und nach das ganze Tier in blaugrüner bis tief ultramarinblauer Farbe. Als ich das Tier wieder ausgoß, konnte ich es noch in ziemlicher Tiefe von weither durch das Farbenspiel erkennen." Es tritt nur auf äußeren Reiz hervor und wird von besonderen Ektodermzellen, den Fluorescenzzellen, hervorgebracht. Chun vergleicht nämlich das eigenartige Farbenspiel, das in seiner Pracht und Zartheit nicht wenig den Reiz vermehrt, mit dem die Natur so freigebig die Rippenquallen ausstattete, mit dem Fluorescieren des Petroleums. Die Verteilung und relative Häufigkeit der Fluorescenzzellen entspricht der Intensität, mit welcher das Blau an den einzelnen Körperteilen auftritt.

a *b*

Fig. 174. *Chromophyton rosanoffi Woron.* (Nach Molisch.) *a* Lebende Individuen. Die helle Partie der Zelle ist Plasma, die dunkle, seitlich gelagerte der braune Chromatophor. *b* Dasselbe nach Behandlung mit 1% Osmiumsäure. Die Zelle, insbesondere der Plasmateil erscheint aufgebläht, die Geißel wird sichtbar.

Unter den Siphonophoren lassen nach Chun bisweilen die Saftzellen des Ölbehälters von Calycophoriden einen grünlichen Schiller erkennen, der nicht an Pigmentkörnchen, sondern an den homogenen Zellinhalt anknüpft. Dieser kann bei manchen Arten nach einer Reizung austreten und nach Art der Tinte unserer Cephalopoden und vielleicht auch zu dem gleichen Zweck wie bei diesen das umgebende Wasser intensiv färben.

Unter den pelagischen Mollusken sollen nach Moseley die Janthinen imstande sein, ein purpurrotes Sekret zu sezernieren. Auch die verfolgten gymnosomen Pteropoden sollen sich durch Ausspritzen eines opalisierenden Sekretes ihren Feinden entziehen.

Endlich ist auch aus der Pflanzenwelt ein irisierender Planktont bekannt. Solereder beobachtete bei Wunsiedel in Bayern im

Digitized by Google

Sommer und Herbst eine wunderbar goldglänzende Wasserblüte, die von einer Alge, *Chromulina* (= *Chromophyton*) *rosanoffi* Woron. (Fig. 174) gebildet wurde. Diese Alge hat, wie Molisch zeigen konnte, die Eigenschaft, ihren Farbstoff (Chromatophor) bei einseitiger Beleuchtung an die von der Lichtquelle abgewendete Seite zu dirigieren. Die auffallenden Strahlen werden nun von der wie eine bikonkave Linse wirkenden Algenzelle auf den Chromatophor konzentriert, so daß dieser hell beleuchtet und das Licht wie von einem selbstleuchtenden Punkte zurückgeworfen wird. (Fig. 175.)

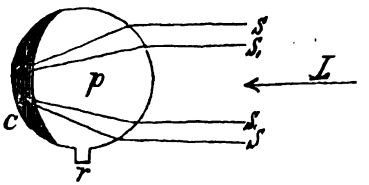


Fig. 175. Eine sehr stark vergrößerte, schematisch gezeichnete Zelle von *Chromophyton rosanoffi Woron.* (Nach Molisch.)
p Plasma; *c* Chromatophor; *r* Stielchen, mit dem die Zelle auf dem Wasserspiegel aufsitzt; *L* Lichteinfall; s_1 parallel auffallende Strahlen, welche so gebrochen werden, daß sie gegen den Chromatophor konvergieren.

* * *

Es ist hier der Ort, einiges über den Chemismus und die physiologische Bedeutung der bei Planktonten vorkommenden Farben mitzuteilen. Die seltenen grünen und gelbgrünlichen Töne, wie sie hauptsächlich bei Einzelligen auftreten, sind nach neueren Untersuchungen wohl auf im Tierkörper symbiotisch lebende pflanzliche Organismen, sog. Zoochlorellen und Zooxanthellen, zurückzuführen. Die chlorophyllführenden Algen finden in den betreffenden Tieren einen geschützten Wohnort, Kohlensäure und ausreichendes Licht, denn die von Algen bewohnten Organismen sind durchsichtig und leben nicht in allzu großen Tiefen. Die Wirtstiere aber können nach Brandt unter Umständen durch die Assimilationstätigkeit dieser eingemieteten Algen ernährt werden.

Brandt konnte auf Grund seiner umfassenden Untersuchungen den Satz aufstellen: „Wenn Chlorophyll in Tieren sich findet, verdankt es einzelligen Algen sein Dasein."

Der rote Farbstoff der *Euglena sanguinea*, die, wie früher bereits erwähnt, bisweilen, wenn sie in Massen auftritt, die Färbung ihres Wohngewässers beeinflußt („Blutseen"), ist nach den Untersuchungen von v. Wittich, Kutscher u. a. ein Haematochrom; im Spektrum vertilgt er gewissermaßen die brechbaren Strahlen, die eine zerstörende Wirkung auf das Chlorophyll besitzen, und tritt somit in Parallele zum Anthokyan, das als Schirm aufgefaßt werden kann zur Verminderung der zerstörenden Kraft des Lichtes (Klausener).

Über das oft vorkommende gelbe oder orangerote Pigment gewisser Globigerinen ist nichts Näheres bekannt; vielleicht hängt es mit der Art der Nahrung zusammen. A. G. Mayer, einer der Teil-

Digitized by Google

nehmer der Albatroß-Expedition (1899—1900) hielt, wie Agassiz berichtet, pacifische Globigerinen 3 Wochen im Dunkeln. Sie waren „brillant carminrot", als sie gefangen wurden, büßten aber mit der Zeit ihre Farbe ein und wurden bleich wie die Grundformen.

Der blaue Farbstoff einiger Medusen (*Cyanea*, *Rhizostoma*), das Cyanein, zeigt nach Mac Kendricks spektroskopischen Untersuchungen zwei Absorptionsstreifen, den einen im Rot, den andern im Orange, welche fast dieselbe Lage aufweisen wie die Absorptionsstreifen vom Farbstoff des ebenfalls blauen *Stentor coeruleus*; bei dem im übrigen ähnlichen Farbstoff von *Velellen* wurden aber die charakteristischen Absorptionsstreifen des Cyaneins vermißt.

Einen Farbstoff eigener Art enthalten die violetten Pelagien, das Pelagein, der ebenso wie der wenig charakteristische braune Farbstoff der *Chrysaora* keine Absorptionsstreifen liefert. Endlich fanden nach Fürth Moseley u. a. bei Tiefseemedusen einen durch sein spektrales Verhalten wohl charakterisierten Farbstoff, das Polyperythrin, das aber Mac Munn mit dem von ihm bei verschiedenen Seerosen gefundenen Haematoporphyrin, dem eisenfreien Spaltungsprodukt des Haematins, identifizieren konnte.

Während also, schließt Fürth, bei höheren Tieren, von den Echinodermen und Würmern angefangen, ein Derivat des Haematins, das Haemoglobin, in der Haemolymphe verbreitet auftritt, wird das erstere auch bei den niederen Tierformen des Coelenteratenkreises nicht ganz vermißt, insofern man hier dem Haematin und seinen Derivaten in der Gestalt von Tegumentfarben begegnet.

Bekanntlich sind im Panzer der dekapoden Crustaceen zwei miteinander nahe verwandte Farbstoffe enthalten: das rote Crustaceorubin Moseleys und ein blaues Pigment, das sich in den Schalen in Kristallform abgelagert findet, das Cyanokristallin, und wir werden vielleicht nicht fehlgehen, wenn wir aus der roten Farbe vieler planktonischen Tiefseekrebse auf das Vorhandensein wenigstens der ersten der beiden Substanzen oder einer ihr nahe verwandten schließen. Nach Haake hätten wir ja geradezu das Crustaceorubin als „Stammfarbe der Crustaceen" anzusehen.

Die Untersuchung roter Entomostraken (*Diaptomus*, *Cyclops*, *Daphnia*) hat ergeben, daß es sich hier um zwei Lipochrome handelt, die Zopf wegen ihrer Ähnlichkeit mit dem bekannten Farbstoff der Mohrrübe als Carotine bezeichnet u. z. als gelbes und rotes Carotin (*Diaptomin*). Da man nun mit Fürth keine Veranlassung hat, das „rote Carotin" zu dem früher erwähnten Crustaceorubin in Gegensatz zu stellen, beide vielmehr das gleiche Verhalten zeigen, gelangt man

Digitized by Google

zu der Schlußfolgerung, daß dieses letztere unter den Crustaceen der verschiedenen Ordnungen weit verbreitet vorkommt. Wenn weiters die Vermutung Fürths sich als richtig erweist, daß das blaue Pigment einiger Copepoden (*Anomalocera patersoni*, Farbentafel Fig. 4) zum Cyanokristallin in naher Beziehung steht, würden Färbung und Farbenveränderung des Tegmentums niederer Crustaceen eine interessante Parallele zu denen des Decapodenpanzers darstellen. Von diesen Gesichtspunkten aus wird es uns vielleicht auch möglich sein, den physiologischen Vorgang bei der früher schon angedeuteten Umwandlung des blauen Sommerkleides in ein rotes Winterkleid vieler unserer Süßwassercrustaceen näher kennen zu lernen.

Über die chemische Zusammensetzung der bei planktonischen Würmern vorkommenden Pigmente scheinen noch keine Untersuchungen angestellt worden zu sein. Nach den Untersuchungsergebnissen an einigen erwachsenen Würmern können wir nur annehmen, daß auch bei den Pigmenten der Wurmlarven Haemoglobinderivate und Lipochrome eine Rolle spielen dürften.

Während Orley aus der Beobachtung, daß sich Tegmentfarbstoffe bei den Serpulaceen vorwiegend an jenen Körperteilen entwickeln, die reichlich mit frischem Wasser versehen sind, (nach Fürth mit Unrecht) auf eine respiratorische Bedeutung der betreffenden Pigmente schließt, findet Haecker bei planktonischen Polychaetenlarven, daß hier die Öltropfen, an welche die Pigmente gebunden sind, an den Stellen lebhaften Wachstums und reger Teilungsvorgänge abgeschieden werden.

Auch wirft Haecker die Frage auf, ob nicht vielleicht, wie einige Angaben vermuten lassen, bei einigen Larvenformen dem allmählichen Übergang von südlicheren zu nördlicheren Breiten die Farbenfolge: schwarz, braun, rot, gelb, gelblichweiß entspricht. Im Sommerplankton des Golfes von Suez waren mir einige tiefschwarz pigmentierte *Mitrarialarven* aufgefallen. Die *Magelonalarve* von Neapel (41° N B) zeigt braune Pigmentanhäufungen und die von Newport in Rhode Island (41½° N B) eine blutrote Zeichnung, die Larve von St. Vaast la Hougue in der Normandie (49½° N B) eine gelbe Zeichnung und endlich die von St. Andrews in Schottland (56½° N B) weiße Pigmentpartien.

Nicht minder interessant scheinen mir schließlich die Angaben Simroths über die Farben planktonischer Mollusken und deren Larven zu sein. Für die pelagischen Gastropoden sind vor allem zwei Farben charakteristisch: gelbbraun und violett; im einzelnen schwanken sie aber zwischen gelb und blau, bzw. orange und violett'

Digitized by Google

d. h. zwischen Komplementärfarben. Wie der anfangs gelbe Purpur der Purpurschnecken sich unter dem Einfluß des direkten Sonnenlichtes allmählich bis zum Violett verfärbt, so wird das Gelbbraun in der Haut und in der Schale derjenigen Mollusken, welche am stärksten der Tropensonne ausgesetzt sind, d. h. der pelagischen Gastropoden, allmählich zu Violett. Das Violett wäre demnach weiter nichts als ein Umwandlungsprodukt des Gelbbraun infolge von Licht.

„Die energische und andauernde Insolation während der planktonischen Schwärmerei der Jugendstadien beeinflußt die Tiere so stark, daß die Disposition zur Violettfärbung der Schale oft noch eine Weile nachklingt während der folgenden litoralen Seßhaftigkeit."

Es würde sonach die Violett-, bzw. Marineblaufärbung zunächst nicht auf einer schützenden Anpassung, sondern lediglich auf einem rein physiologischen Prozeß beruhen, dessen Verlauf allem Anschein nach von äußeren Einflüssen nicht unabhängig ist. Dafür würde auch die schon früher erwähnte Tatsache sprechen, daß die in der Tiefsee lebenden Velellenlarven rot gefärbt sind und erst, wenn sie an die Oberfläche des Meeres gelangen, ihre typische blaue Färbung annehmen.

Literatur.

1. Agassiz, A. (s. p. 161 Nr. 2).
2. Amberg, O. (s. p. 46 Nr. 1).
3. Ambronn, H. Über den Glanz der Sapphirinen. Mitt. zool. St. Neapel. Bd. 9. 1889—1891.
4. Blanchard, R. Sur une carotine d'origine animal. Mem. de la soc. zool. de France. Bd. 3. 1890.
5. Brandt, C. (s. p. 226 Nr. 8).
6. Brauer, A. (s. p. 84 Nr. 3).
7. Brehm, V. Zusammensetzung, Verteilung und Periodizität des Zooplanktons im Achensee. Zeitschr. d. Ferdinandeums. Innsbruck. 3. Flge. H. 46. 1902.
8. Chodat, R. Sur la structure et la biologie de deux algues pélagiques. Journ. de botanique, Paris, Bd. 10. 1896.
9. Chun, C. (s. p. 273 Nr. 6).
10. Chun, C. (s. p. 17 Nr. 4).
11. Daday, E. v. Beiträge z. K. d. Mikrofauna d. Tatraseen. Term. Füz. Bd. 20. 1897.
12. Doflein, F. (s. p 46 Nr. 11).
13. Frič (= Fritsch), A. Über Schmuckfarben einiger Süßwasser-Crustaceen. Bull. Internat Acad. Fr. Jos. Prag 1895.
14. Frič, A. und Vávra, V. Untersuchung zweier Böhmerwaldseen. Arch. naturw. Landesdurchf. Böhmens. Bd. 10. 1897.
15. Fürth, O. v. (s. p. 172 Nr. 11).
16. Giesbrecht, W. (s. p. 97 Nr. 17).
17. Haake, W. Die Farbe der Tiefseekrabben... Biol. Cbl. Bd. 5. 1885.
18. Haecker, V. (s. p. 274 Nr. 24).

Digitized by Google

19. Hatschek, B. Ü. d. Entwicklungsgeschichte von Echiurus. Arb. zool. Institut Univ. Wien. Bd. 3. 1880.
20. Joubin, L. Cours d'océanographie. Bull. mus. océanogr. Monaco. Nr. 45. 1905.
21. Kapelkin, W. Die biolog. Bedeutung d. Silberglanzes der Fischschuppen. Biol. Cbl. Bd. 27. 1907.
22. Karsten, G. Indisches Phytoplankton. Erg. Valdivia-Exp. Bd. 2. 1907.
23. Klausener, C. Die Blutseen der Hochalpen. Intern. Revue d. ges. Hydrobiologie. Bd. 1. 1908.
24. Kutscher, F. Beitrag z. Kenntnis der Euglena sanguinea. Z. f. phys. Chemie. Bd. 24. 1898.
25. Le Roux, M. Recherches biologiques sur le lac d'Annecy. Ann. biol. lacustre Bd. 2. 1907.
26. Lo Bianco, S. (s. p. 274 Nr. 36).
27. Mac Kendrick, J. G. On the colouring matter of Jelly-fishes. Journ. of anat. and physiol. Bd. 15. 1881.
28. Mac Munn, C. A. Contributions to animal chromatology. Quart. Journ. Micr. Sc. Bd. 30. 1889.
29. Molisch, H. Leuchtende Pflanzen. Jena, G. Fischer, 1904.
30. Moseley, H. N. On the colouring matter of various animals. Quart. Journ. Micr. Sc. Bd. 17. 1877.
31. Moseley, H. N. Pelagic life. Nature. Bd. 26. 1882.
32. Orley, L. Atmung der Serpulaceen in Beziehung zu ihren Tegumentfarbstoffen. Term. Füz. Bd. 8. 1884.
33. Popoff, M. Fischfärbung und Selektion. Biol. Cbl. Bd. 26. 1906.
34. Pouchet, G. De Lorient à Terre-Neuve. Revue Sc. Paris. Bd. 40. 1887
35. Richard, J. Sur la faune de quelques lacs élevés du Caucase . . . Bull soc. zool. France. Bd. 21. 1896.
36. Scheffelt, E. Die Copepoden und Cladoceren d. südl. Schwarzwaldes Arch. f. Hydrob. Bd. 4. 1908.
37. Seeliger, O (s. p. 48 Nr. 43).
38. Simroth, H. (s. p. 228 Nr. 61).
39. Simroth, H. Über die einfachen Farben im Tierreich. Biol. Cbl. Bd. 16. 1896.
40. Solereder, H. Die Leuchtalge der Luisenburg. Mitt. bayer. bot. Ges. No. 26. 1903.
41. Steuer, A. Beobachtungen ü. d. Plankton des Triester Golfes i. J. 1902. Zool. Anz. Bd. 27. 1903.
42. Vanhöffen, E. (s. p. 274 Nr. 47).
43. Weismann, A. (s. p. 274 Nr. 48).
44. Weismann, A. Vorträge über Descendenztheorie Jena, G. Fischer, 1904.
45. Wesenberg-Lund, C. (s. p. 17 Nr. 19).
46. Wittich, v. Über den Farbstoff von Euglena sanguinea. Virchows Archiv. Bd. 27. 1863.
47. Wolf, E. (s. p. 72 Nr. 46).
48. Woltereck, R. (s. p. 121 Nr. 50).
49. Zacharias, O. Hydrobiol. u. fischereiwirtschaftl. Beobachtungen an einigen Seen der Schweiz u. Italiens. Forschgsb. Plön. Bd. 12. 1905.
50. Zopf, W. Beiträge zur Physiologie u. Morphologie niederer Organismen. Leipzig 1893.
51. Zschokke, F. (s. p. 48 Nr. 55).

Digitized by Google

6. Lichtproduktion (Meerleuchten) und Lichtperzeption.

Gleichwie in bezug auf Formenmannigfaltigkeit und Farbenpracht das Plankton des Süßwassers sich mit dem des Meeres nicht messen kann, ist ihm auch das wunderbare Leuchtvermögen versagt geblieben.

Nur bei verhältnismäßig wenigen Organismen des Geobios sind bisher Posphoreszenzerscheinungen beobachtet worden (hauptsächlich bei Pilzen und Arthropoden); im Halobios sind sie sowohl unter den Organismen des litoralen und abyssalen Benthos wie im Pelagial weit verbreitet, in imposantester Weise aber treten sie uns in letzterem entgegen, und wenn wir von „Meerleuchten" sprechen, denken wir gewöhnlich nur an die Lichtproduktion des Pelagials. Immer und immer wieder wird dieses großartige Naturschauspiel von unseren Reiseschriftstellern geschildert, Poeten haben es besungen, aber nur selten wagt sich ein Künstler an die schwierige Aufgabe, die geschaute Pracht im Bilde festzuhalten.

Sonderbarerweise wissen Griechen und Römer über das Meerleuchten nur recht wenig zu berichten. Was Aelian im 3. Jh. n. Ch. davon erzählt, ist schon in der Einleitung des Buches gesagt worden. Weiters berichtet ein karthagischer Seefahrer Hanno mit wenig Worten nur, daß im Süden von Cerne das Meer wie in Feuerströmen brenne, und nachts leuchtende Medusen waren schon zu Plinius' Zeiten bekannt.

Ausführlicheren Nachrichten über das Meerleuchten begegnen wir erst in den Schriften des Portugiesen Juan de Castro. Als dieser i. J. 1541 nach dem Roten Meere fuhr und in einer Februarnacht auf der Höhe von Massaua auf große, blendend weiße Flecken stieß, die wie Sterne glitzerten, wurde er erschreckt, aber die Piloten des Landes fanden darin nichts Ungewöhnliches (Keller). Baco von Verulam schon verglich das Meeresleuchten mit dem Leuchten der Johanniskäfer, doch die leuchtenden Medusen waren ihm erhitzter Meeresschaum. Papin hielt 1647 das Meerleuchten für einen chemischen Entzündungsprozeß der Meersalze, und Franklin meint, die Salzteilchen des Meerwassers erzeugten durch Reibung elektrische Funken. Andere wieder hielten die Lichtproduktion während der Nacht für eine Folgeerscheinung der Bestrahlung der oberen Wasserschichten. Man dachte weiter an aus der Tiefe emporsteigende entzündliche Gase oder an die Anwesenheit von Phosphor, da ja das Meerleuchten zu jenen Erscheinungen gehört, welche wie das Leuchten des Phosphors im Dunkeln ein mehr minder schwaches Licht ohne gleich zeitige Wärmeentwicklung hervorbringen. So wurde denn auch die

Digitized by Google

Lichtproduktion des Meeres von vielen Völkern mit dem Worte „Phosphoreszenz" bezeichnet. Nur wir Deutsche haben, wie Boguslawski bemerkt, dafür das die Erscheinung treffend bezeichnende Wort „Meeresleuchten" in Gebrauch.

Schon seit altersher berühmt ist die sog. „weiße See" bei Banda (Molukken), die die Erscheinung des Meerleuchtens in ausgesuchter Weise zeigt und regelmäßig, periodisch auftreten soll: im Juni ist sie schwächer und wird als „kleines weißes Wasser", im August und September ist sie stärker und wird dann als „großes weißes Wasser" von den Eingeborenen bezeichnet (R. Semon).

Außer Adamson und Adler soll (nach Schleiden) Baster (1760) auf Grund mikroskopischer Untersuchungen festgestellt haben, daß die feurigen Punkte im Meerwasser nichts anderes seien als sehr kleine, leuchtende Tiere. Nach Bütschli läßt sich aber die Entdeckung eines Erregers des Meerleuchtens schon auf das Jahr 1742 zurückdatieren, denn es ist kaum zweifelhaft, „daß die von J. Sparshall beobachteten leuchtenden Meerestierchen echte Noctilucen waren. Rigaults Beobachtungen über das Meerleuchten (1768) ergaben bei weitem nicht ein so bestimmtes Resultat". Endlich führte noch 1775 der Abbé Dicquemare, welcher das Meerleuchten zu Havre anhaltend untersuchte, durch Filtrieren des Meerwassers den Nachweis, daß das Wasser selbst nicht leuchte. Zu Beginn des 19. Jahrhunderts beschäftigte sich hauptsächlich Ehrenberg, der unermüdliche Erforscher kleinster Lebewesen, eingehend mit der Frage über das Leuchten der Tiere, während (nach Molisch) J. F. Heller (1853 und 1854) das Verdienst zugeschrieben werden muß, als erster das Leuchten der Photobakterien als einen vitalen Akt einer lebenden Pflanze, und zwar eines Pilzes, erkannt zu haben.

Wenn wir so zur Erkenntnis gelangt sind, daß das Meerleuchten an das Vorkommen lebender organischer Substanz unbedingt gebunden ist und Pflanzen und Tiere des Haliplankton an der Entwicklung von Licht beteiligt sind, wird es uns begreiflich erscheinen, wenn, entsprechend seinen verschiedenen Erregern, auch das Phänomen selbst uns nicht immer und überall in gleicher Weise entgegentritt.

Wir können etwa folgende Arten von Meerleuchten unterscheiden:

1. Ein allgemeines, in Farbe und Intensität einheitliches, von der Wasserbewegung, wie es scheint, unabhängiges, diffuses Leuchten größerer Meeresabschnitte, wie es namentlich im Indik beobachtet worden ist. Es verdankt seine Entstehung wohl den Leuchtbakterien, dürfte demnach wie diese hauptsächlich nur in Küstennähe zur Beobachtung kommen.

Digitized by Google

2. Ein allgemeines, in der Farbe einheitliches, nur scheinbar diffuses Leuchten, das sich aber bei genauerem Zusehen als Funkeln, Aufblitzen und Verlöschen kleinster Organismen herausstellt und fast ausnahmslos bei nicht vollkommen glatter See, am schönsten im Kielwasser und an den Flanken des Schiffes zu beobachten ist; es rührt gewöhnlich von Flagellaten her.

3. Größere, hellere Funken als die eben beschriebenen deuten auf kleinere Metazoen (kleine Hydromedusen, Krebse).

4. Wenn sich zahlreiche, größere Feuerkörper im Kielwasser zeigen, kann man nach Vanhöffens Beobachtungen sicher sein, dort entweder *Pelagia* oder *Pyrosoma* oder beide vereint anzutreffen. Die kleineren, unter 2 und 3 erwähnten Leuchtorganismen verhalten sich, wie Vanhöffen treffend bemerkt, zu diesen großen Leuchtkugeln wie kleine Sterne am Nachthimmel gegenüber dem durch leichtes Gewölk hervortretenden Vollmond.

* * *

Unter den Bakterien sind bisher etwas über 25, überdies z. T. noch recht mangelhaft beschriebene, leuchtende Arten aus den Gattungen *Bacterium (Micrococcus)*, *Bacillus*, *Microspira* und *Pseudomonas* nachgewiesen, und auch von diesen ist bis jetzt nur bei einem Bruchteil echt planktonisches Vorkommen sichergestellt. Auf der Hochsee scheinen Leuchtbakterien nur ausnahmsweise in größeren Mengen aufzutreten.

Was nun die Farbe des Bakterienlichtes anlangt, so rühren die verschiedenen Angaben darüber nach Molisch wohl z. T. von dem jeweiligen Zustande unserer Netzhaut her, je nachdem sie ermüdet oder ausgeruht ist, z. T. aber auch von der Natur des Substrates, auf dem die Bakterien sich gerade befinden. Tote Fische erglänzen in wunderbar silberweißem Lichte und in einer Intensität, daß man die Gestalt der Fische in allen Details zu erkennen vermag. Zum Unterschiede von dem Leuchten der meisten Tiere ist das der Bakterien kein unterbrochenes, sondern ein dauerndes: es kann unter bestimmten Bedingungen tage-, wochen-, monate-, ja jahrelang ohne Unterbrechung Tag und Nacht anhalten; das bezieht sich aber natürlich nur auf die Bakterienkolonie, nicht aber auf das einzelne Individuum.

Ob auch Diatomeen zu leuchten vermögen, ist noch nicht sichergestellt. „Ehrenberg will in dem funkelnden Meerwasser bei Sorrent auch eine Diatomee, *Discoplea sorrentina*, gefunden haben, die angeblich leuchten soll."

Lange bekannt ist aber das Leuchten der Peridineen, worüber

Digitized by Google

Michaelis schon 1830 in Hamburg als erster berichtete. Reinke, der 1898 das Meerleuchten im Kieler Hafen untersuchte, erwähnt, daß es namentlich im Spätsommer und zur Herbstzeit in ausgezeichneter Schönheit zu beobachten sei und durch Peridineen erzeugt werde, unter denen *Ceratium tripos* vorherrsche. Am Meeresleuchten des Triester Golfes hat nach den Untersuchungen von Molisch *Peridinium divergens* (Fig. 176) einen hervorragenden Anteil, während im Neapler Golf unglaubliche Mengen von *Blepharocysta splendor maris* ein prachtvolles Meerleuchten erzeugen sollen.

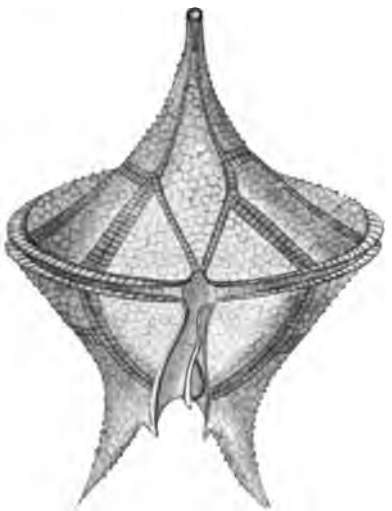


Fig. 176. *Peridinium divergens Ehrbg.* (Nach Stein.)

Über eine eigenartige Ausbeutung einer leuchtenden Peridinee, *Pyrodinium bahamense* (Fig. 177), von seiten eines findigen Seenbesitzers weiß ihr Entdecker Plate folgendes zu berichten. Das kleine Objekt ergiebiger Fremdenindustrie findet sich das ganze Jahr über in großer Menge in einem zirka $^1/_2$ qkm großen, nur durch einen etwa 500 m langen, schmalen Kanal mit dem Ozean verbundenen See, dem Waterloo- oder Firelake in Nassau (Bahama) und muß allnächtlich — gegen 2 sh Eintrittsgeld — seine Künste der durchreisenden Touristenwelt zum besten geben. „Jeder Ruderschlag treibt glitzernde Wellen über die Oberfläche, und die herabfallenden Tropfen leuchten wie flüssiges Silber in einem weißlichen, etwas mit gelb versetzten Lichte, das so intensiv ist, daß man die Stellung des Uhrzeigers erkennen kann. Aufgescheuchte Fische ziehen leuchtende Streifen durch das Wasser und lassen sich weithin verfolgen."

Fig 177. *Pyrodinium bahamense Plate.* (Nach Plate.)

Bläulich oder grünlich, jedenfalls intensiver als das Leuchten der eben besprochenen Peridineen ist die Luminiszenz der bekannten *Noctiluca miliaris* (Fig. 178). Apstein gesteht, nirgends, auch in den Tropen nicht, schöneres Meer-

Digitized by Google

leuchten gesehen zu haben, als in der Nordsee, durch *Noctiluca* veranlaßt.

„Jede Welle ist von einem leuchtenden Streifen gekrönt und wie Funken sprüht es durch die Luft, wenn der Wind den Kamm der Wellen zerzaust. Zieht man ein kleines Netz durchs Wasser, so erscheint es wie ein feuriger Ball, und faßt man das Netz an, so leuchten die Hände. Bleibt das Netz feucht liegen, so leuchtet es noch nach Tagen auf, wenn man mit der Hand darüber hinfährt.“ So intensives Leuchten ist indessen nur bei der so großen Menge von Individuen, in der *Noctiluca* zuweilen vorkommt, verständlich. Rymer Jones hat berechnet, daß in einem Kubikfuß 30000 Exemplare vorhanden sein können, und Weitlaner schätzt allein die Zahl der

Fig. 178. *Noctiluca miliaris.* (Original; fec. E. Kißling.)

Fig. 179. *Pyrocystis noctiluca Murray.* (Nach Schütt.)

größeren Individuen von *Noctiluca*, die lebhaftes Leuchten in den chinesischen Gewässern hervorriefen, auf 60 in 250 g Seewasser.

Wie bei den früher erwähnten Peridineen ist auch bei *Noctiluca* das Leuchten normalerweise nicht kontinuierlich, sondern erfolgt nur auf Grund äußerer Reize. Nur nach rasch hintereinander erfolgenden Reizen tritt nicht nur eine (vorübergehende) Schwächung der Leuchtkraft auf, das Leuchten verliert dann auch den Charakter des Spontanen und wird zu einem fixen, länger andauernden, schwach weißlichen Licht (Bütschli).

Ein mehr gleichmäßiges Leuchten sollen die *Pyrocystis*-Arten (Fig. 179) nach Apstein verursachen.

Recht wenige Beobachtungen liegen über das Leuchten der Radiolarien vor, obwohl wir die ersten Daten darüber schon Tilesius

Digitized by Google

verdanken, der auf einer Weltreise (1803—1806) unter den Tropen an der Oberfläche der Hochsee in großen Mengen leuchtende „Infusionstierchen" gesehen hatte; nach Bütschli handelt es sich jedenfalls um *Thalassicolla*. Außer bei diesen wurde viel später erst (1885) das Leuchten noch bei Sphaerozoen von Brandt studiert.

Auch unter den Medusen gibt es viele lichtspendende Arten und zwar sowohl unter den craspedoten wie unter den acraspeden. Bald leuchtet die ganze Umbrella, bald nur der Rand an bestimmten Stellen. Bei den kleinen Oceanien soll das Licht von den Ovarien ausstrahlen. Am bekanntesten ist die leuchtende *Pelagia* (Fig. 180).

Fig. 180. *Pelagia perla Slabber.* (Nach Mc Andrew und Forbes aus Vanhöffen.)

Auch unter den Siphonophoren kommen leuchtende Formen vor, so bei Vertretern der Gattungen *Abyla*, *Praya*, *Diphyes*, und zwar scheint hier die Lichtentwicklung auf bestimmte Stellen beschränkt zu sein.

Bei den Rippenquallen leuchtet stets der unter den Rippen hinziehende Gefäßteil, obwohl auch anderen nicht unter den Rippen sich erstreckenden Meridionalgefäßen, so bei dem Venusgürtel den Magengefäßschenkeln und den durch die Mitte des bandförmigen Körpers sich erstreckenden Gefäßen ein Leuchtvermögen nicht abgeht. Panceri verdanken wir (1872) die folgende interessante Entdeckung, die später (1880) von Chun bestätigt werden konnte. Während bei *Beroe ovata* ein Leuchteffekt nur an den acht unter den Rippen verlaufenden Gefäßen in Gestalt je zweier paralleler Längsbänder wahrzunehmen ist, strahlen bei *Beroe forskali* nicht nur die Meridionalgefäße, sondern auch das gesamte peripherische Netzwerk der Gefäßproliferationen ein lebhaft bläuliches Licht aus.

Schwärme von *Beroe cucumis*, denen die Planktonexpedition am 29. und 30. Juli zwischen den Wolken von *Calanus finmarchicus* begegnete, leuchteten grünlich.

In einer Beziehung machen die Ctenophoren unter allen marinen leuchtenden Tieren eine merkwürdige Ausnahme: bei ihnen allein

Digitized by Google

nämlich erweist sich der Einfluß des Sonnenlichtes, des künstlichen Lichtes, ja selbst derjenige des Mondlichtes als direckt schädlich für das Leuchten. Rippenquallen, welche nur kurze Zeit dieser Einwirkung ausgesetzt und plötzlich in die Dunkelkammer gebracht wurden, sind unfähig zu leuchten; erst nach längerem Aufenthalt in der Dunkelheit tritt das Leuchtvermögen wieder ein. Ähnliches ist bisher nur beim Cucujo, dem Leuchtkäfer des tropischen Amerika, beobachtet worden. Wir haben noch zu bemerken, daß nach den Untersuchungen von A. Agassiz und Allman auch die Eier und Embryonen der Ctenophoren zu leuchten vermögen.

Fig. 181.
Leuchtflecken von *Phyllirhoë*.
(Nach Panceri aus Keller.)

Über ein Leuchtvermögen der Echinodermenlarven liegen mir keine Angaben vor, und nur wenig scheint von leuchtenden Planktonwürmern bekannt worden zu sein. Michaelis hatte ein marines Rädertier, *Synchaeta baltica*, als leuchtend beschrieben, während Ehrenberg bei seinen Untersuchungen über das Meerleuchten diese Form dunkel fand (Pütter). Agassiz fischte im Pacifik bei den Carolineninseln leuchtende Anneliden, die entsprechend den raschen Fortbewegungen der Tiere dünne, gewundene Leuchtlinien von 1—2 Fuß Länge hinter sich im Wasser zurückließen.

Herdman fand im Frühjahr 1902 den Hafen von Manaar erfüllt von hellen, phosphoreszierenden Lichtern, die vermutlich auf leuchtende Heteronereiden zurückzuführen sind. Peach berichtet von einer leuchtenden Ringelwurmlarve, Mac Intosh und Joubin sprechen von leuchtenden Sagitten; bei den Tomopteriden (Fig. 119, S. 205) werden die rosettenförmigen Organe auf den Cirren (Flossen) oder im Ruder seit Greefs Untersuchungen (1885) als Leuchtorgane gedeutet (Reibisch). Endlich vermutet Lo Bianco in den seitlichen Organen der Männchen von *Callizonella lepidota var. krohni* Leuchtorgane.

Unter den Mollusken wurde Luminiszenz bei Opistobranchiern beobachtet. Gadeau de Kerville gibt (1893) folgende leuchtende Gastropoden an: *Phyllirhoë*, *Aeolis* (?), *Hyalea*, *Cleodora* und *Creseis*.

Digitized by Google

Bei *Aeolis* könnte nach Simroth an einen Aeolidier, z. B. an *Glaucus* gedacht werden. Nach Vayssière phosphoresziert dieses Tier gelegentlich, außerdem nach Lowe auch *Placomopherus* und nach Grube auch *Tethys*, die ja gelegentlich ebenfalls pelagisch auftritt.

Phyllirhoë (Fig. 181) entwickelt in gereiztem Zustande an zahlreichen Punkten des Körpers sowie an den Fühlern ein lebhaftes blaues Licht, und ähnlich scheint auch der Lichteffekt zu sein, den *Tethys* hervorbringt.

Fig. 182. *Lycoteuthis diadema Chun* von der Bauchseite. (Nach Chun.)
Aufnahme nach dem Leben mit den glänzenden Leuchtorganen.

Von Heteropoden sah Keferstein Pterotracheaceen in schönem, bläulichem Lichte erstrahlen, „welches bei dem geringsten Reize besonders vom Nucleus ausstrahlte".

Unter den Cephalopoden scheint das Leuchtvermögen häufiger vorzukommen als der Entdecker der Phosphoreszenz bei Tintenfischen, Verany, im September des Jahres 1834 geahnt haben dürfte. Wurden doch erst kürzlich an einer der gemeinsten Formen des Mittelmeeres, *Sepiola*, mächtige Leuchtorgane entdeckt (W. Th. Meyer). Zu schönster Entfaltung aber kommen sie jedenfalls erst bei den Cephalopoden der pelagischen Tiefseefauna, so bei den Cranchiaden. Bei einer neuen Art der Gattung *Calliteuthis* aus dem Indik ist die Unterseite übersät mit Leuchtorganen. Die leuchtende *Lycoteuthis diadema* Chun konnte während der Valdivia-Expedition noch lebend untersucht und sogar photographiert werden (Fig. 182). Sie ist nach Chuns Beschreibung mit 24 Leuchtorganen ausgestattet, welche eine eigentümliche Gruppierung aufweisen. Jeder der beiden großen Fangarme besitzt deren zwei; der Unterrand der Augen ist von je 5 Organen umsäumt, und der Rest tritt in der aus der Figur ersichtlichen Anordnung auf der Bauchseite des Mantels auf. Über ihr Leuchten schreibt Chun: „Unter allem, was uns die Tiefseetiere an wundervoller Färbung darbieten, läßt sich nichts auch nur annähernd vergleichen mit dem Kolorit dieser Organe. Man glaubte, daß der Körper mit einem Diadem bunter Edelsteine besetzt sei: das mittelste der Augen-

Digitized by Google

organe glänzte ultramarinblau, und die seitlichen wiesen Perlmutterglanz auf; von den Organen auf der Bauchseite erstrahlen die vorderen in rubinrotem Glanze, während die hinteren schneeweiß oder perlmutterfarben waren mit Ausnahme des mittelsten, das einen himmelblauen Ton aufwies."

Chun macht weiter darauf aufmerksam, daß wir noch keinen Oktopoden kennen, der Leuchtorgane besitzt.

Und nun zu den Crustaceen. Wenn es auch nicht richtig ist, was Studer seinerzeit in einem Vortrage über die Expedition der „Gazelle" bemerkte, nämlich, daß fast alle an der Oberfläche des Meeres lebenden Crustaceen leuchten, so finden wir doch unter den haliplanktonischen Krebsen der oberflächlichen Wasserschichten sowohl wie der Tiefsee eine großartige Mannigfaltigkeit im Bau und in der Funktion der Leuchtorgane. Schon 1780 schrieb Fabricius einem Krebs aus der Gruppe der Copepoden, denen wir uns zunächst zuwenden wollen, Leuchtfähigkeit zu; es handelte sich damals nach Giesbrecht vermutlich um eine *Metridia*-Art.

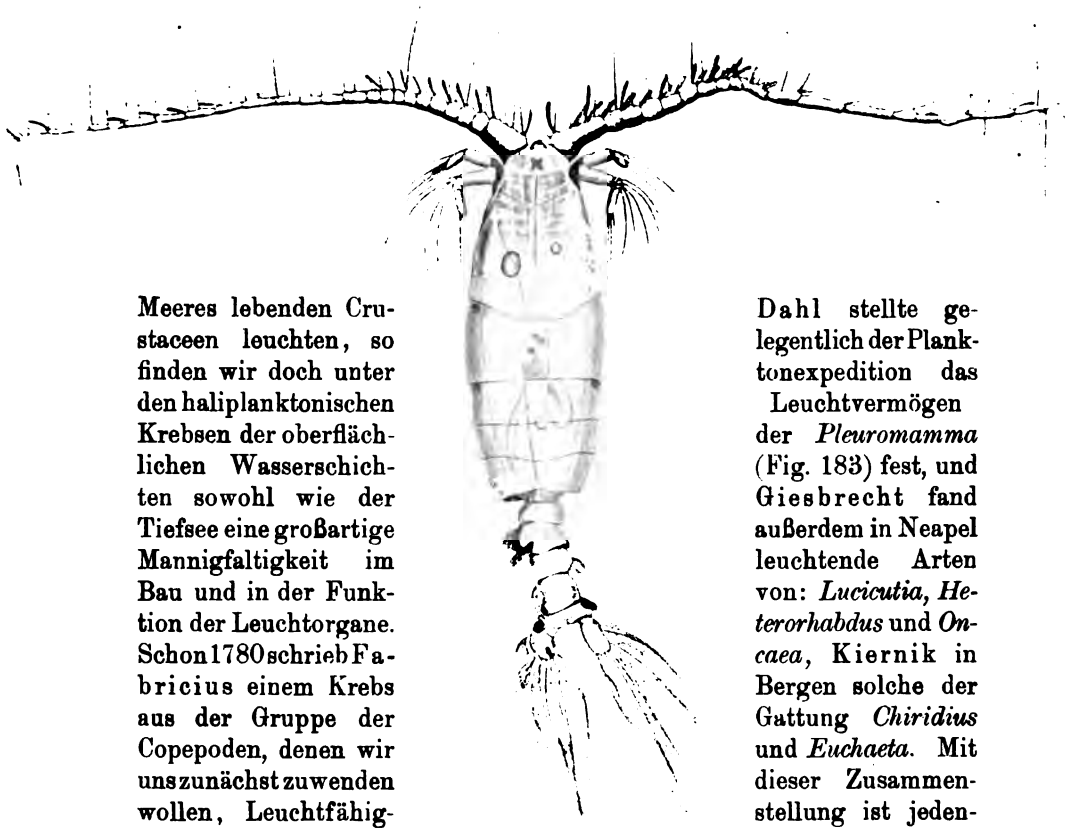


Fig. 183. *Pleuromamma abdominalis (Lubb.)* ♂.
(Nach Giesbrecht.)
Vom Rücken gesehen, mit Ölkugeln im Vorderrumpf.

Dahl stellte gelegentlich der Planktonexpedition das Leuchtvermögen der *Pleuromamma* (Fig. 183) fest, und Giesbrecht fand außerdem in Neapel leuchtende Arten von: *Lucicutia, Heterorhabdus* und *Oncaea*, Kiernik in Bergen solche der Gattung *Chiridius* und *Euchaeta*. Mit dieser Zusammenstellung ist jedenfalls die Liste der leuchtenden Copepoden nicht erschöpft, wenn man

Digitized by Google

auch nach Giesbrecht von der Leuchtfähigkeit einer Spezies nicht ohne weiters auf die der übrigen Spezies desselben Genus schließen darf. Auch die Jugendstadien (Nauplien und Copepoditstadien) leuchten.

Die Farbe des Lichtes ist bei *Oncaea conifera* blau, bei den Centropagiden grünlich. Bei einigen Ostracoden (Fig. 184) geht nach G. W. Müller das Leuchten von einigen Drüsen des Labrums aus. Nach ihm ist Godeheu de Riville der erste, der (1754) über das Leuchten der Ostracoden Nachricht gibt. Namentlich in der Nähe der Malediven soll das Meer von ihnen prächtig leuchten.

In größerer Menge wurden in letzter Zeit leuchtende Planktonostracoden beobachtet von Mortensen im Indik, H. J. Hansen in der Davisstraße. Im Indik sollen sie „a most brilliant light" geben, und auch Vanhöffen zählt die Ostracoden zu den „häufigsten, stark leuchtenden Organismen." Nach Hodgsons Bericht der Discoveryreise soll in der winterlichen Antarktis das grünliche Leuchten der See meist von Copepoden und Ostracoden ausgehen.

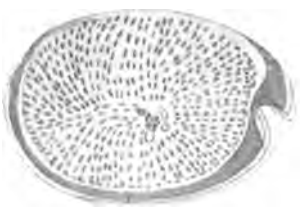


Fig. 184.
Cypridina hilgendorfi Müller.
(Nach G. W. Müller.)

Unter den Thorakostraken gehören die Schizopoden und Sergestiden wohl zu den bekanntesten Leuchtkrebsen. Auf die prächtige Phosphoreszenz der ersteren macht schon J. V. Thompson aufmerksam und erwähnt auch, daß vielleicht schon Sir Joseph Banks bei Gelegenheit seiner Weltumseglung mit „Solander" (1766—1769) das Leuchtvermögen der Euphausien beobachtet haben dürfte. Sein Leuchtkrebs, *Cancer fulgens*, ist nach Chun offenbar eine Euphausie. So wäre Sir Banks als Entdecker des Leuchtvermögens bei Schizopoden zu betrachten.

Die Organe der Lichtentwicklung sind bei ihnen an den Stielaugen und, wie Dana zuerst feststellte, auch am Thorax und Abdomen angebracht.

Die Zahl der Leuchtorgane am Körper des Decapoden *Sergestes challengeri* soll nach seinem Entdecker Hansen im Minimum über 150 betragen. Bei einem zweiten Decapoden, dem schon früher gelegentlich erwähnten *Lucifer*, läßt sich schon aus dem Namen auf sein Leuchtvermögen schließen.

Bei *Pasiphaea etarda* leuchten nach Kiernik die Augen.

Wiederholt geschildert wurde weiters das Leuchtvermögen der „Feuerwalzen", der Pyrosomen (Fig. 185), die damit alle anderen pelagischen Tunicaten in Schatten stellen. Meyen nennt die Farbe des Leuchtens grünlichblau, Vogt weingelb, Panceri „azzurina" bei

Digitized by Google

Pyrosoma giganteum, „policroma“ bei *P. atlanticum*. Manchen Pyrosomen soll, wie Seeliger berichtet, das Leuchtvermögen überhaupt fehlen. Meyen beschreibt, wie eine Kolonie, die an beiden Enden gefaßt wurde, zuerst an diesen und erst später in der Mitte leuchtete und wie beim Verlöschen der Erscheinung die zuerst leuchtenden Stellen bis zuletzt sichtbar blieben. Vogt schreibt: „Bei den Pyrosomen beginnt das helle, weingelbe Licht einförmig an dem einen Ende und schreitet mit leise zitternder Wellenbewegung nach dem anderen Ende hin vorwärts, stets mehr und mehr an Intensität zunehmend, bis der ganze Zapfen gleich einem weißglühenden Stücke Eisen in lichter Lohe zu flammen scheint. In gleicher Weise schreitet dann diese helle Erleuchtung zurück, bis sie allmählich in völliges Dunkel erlischt. Nach einigen Minuten neuer Brand, neues Auflodern, dem allmähliches Verlöschen folgt.“

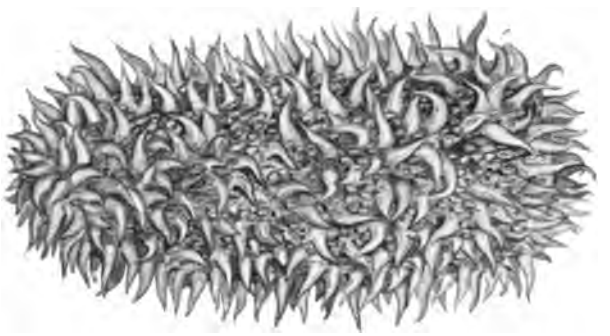


Fig. 185.
Pyrosoma giganteum Lsr. (Original, gez. v. L. Müller-Mainz.)

Nach Vanhöffen kann man, wie schon früher erwähnt wurde, „wenn sich zahlreiche größere Feuerkörper im Kielwasser zeigen, sicher sein, dort entweder *Pelagia* oder *Pyrosoma* oder beide vereint anzutreffen ... Ob nun *Pyrosoma* oder *Pelagia* das Aufleuchten des Kielwassers im Funkengestöber der kleineren Organismen verursacht, ist nicht schwer zu erkennen. Während *Pyrosoma* ein ruhiges Licht ausstrahlt, da die Lämpchen der die Kolonie zusammensetzenden Einzeltiere gleichzeitig verlöschen und große Individuen wie glühende gurkenförmige Körper weithin sichtbar bleiben, sieht man das Licht der emporwirbelnden Pelagien als hellen Schein mit feurigem Kerne aufflackern, dann allmählich erlöschen, von neuem aufleuchten und in kurzer Zeit endlich verschwinden.“

Unter den Salpen des Triester Golfes sah ich oftmals die langen Ketten der *Salpa africana-maxima* in weißem, kontinuierlichem Lichte erstrahlen, das aber niemals sich über den ganzen Körper der Individuen ausbreitete, sondern immer nur auf den Eingeweidekäuel (Nucleus) beschränkt blieb. Man könnte daran denken, daß leuchtende

Digitized by Google

Organismen gefressen werden (Keller) oder gar an eine Symbiose von Salpen und Leuchtbakterien. Besondere Leuchtorgane sind bisher nicht gefunden worden. Gerstaecker berichtet, daß die Salpen einen phosphoreszierenden Schleim absondern, der dann den in den Salpen lebenden Amphipoden zur Nahrung dienen soll.

Bezüglich leuchtender Fische möchte ich an die Bemerkung Fischers erinnern, daß Photobakterien mit Vorliebe an der Oberfläche lebender Fische schmarotzen. Weitlaner fing wiederholt Flugfische, die in der Aftergegend leuchteten. Doch führt er das Leuchten nicht auf Leuchtbakterien zurück, sondern auf massenhaft im Plankton vorhandene, leuchtende Eier (Fischeier der eigenen Art?), von denen sich die Fische nährten. „Rachen, Magen und Darmtraktus waren voll von einer gallertigen Masse (etwa 10—12 g im ganzen), welche in der Dunkelheit lebhaft grün phosphoreszierte und welche sich am Lichte makroskopisch als zusammenhängender und nur an einzelnen Stellen getrennter Eierklumpen qualifizierte." Möbius fand einmal im Indik den Darm eines fliegenden Fisches „mit Resten mikroskopischer Krebschen angefüllt, von welchen ein lebhaft blau-grünes Licht ausging, das hernach noch über eine Stunde anhielt."

Die wunderbarsten, der Lichtproduktion dienenden Einrichtungen finden wir bei den pelagischen Fischen der tieferen Meeresschichten und der Tiefsee, nur ausnahmsweise bei Fischen der Litoralregion (*Photoblepharon* der Bandasee nach Steche). Wir wollen mit Brauer die Leuchtorgane der Fische in folgende Gruppen einteilen.

Die erste Gruppe umfaßt die Tentakelorgane (Fig. 186), d. s. Leuchtorgane, die an dem Ende von Tentakeln, modifizierten Strahlen der Rückenflosse, sitzen. Bei den pelagisch lebenden Ceratiiden ist in der Regel ein Tentakel an der Stirne vorhanden, und die Leuchtorgane sind hier kugelförmig und pigmentiert.

Die, wie wir später noch hören werden, von diesen im Bau wesentlich verschiedenen Leuchtorgane der zweiten Gruppe finden wir besonders auf der Barbel bei den Stomiatiden, sie können aber auch an anderen Stellen sitzen, so bei *Dactylostomias* an der Basis der Bauchflosse und suborbital und bei *Bathylychnus* als eine große, oblonge Masse auf dem Kiemendeckel (Fig 187a, b).

In die dritte Gruppe reiht Brauer Organe ein, welche ventral, meist etwas caudal vom Auge gelegen sind. Sie finden sich bei den Stomiatiden; häufig ist nur ein Organ, bei *Malacosteus* (Fig. 188) und *Dactylostomias* (Fig. 189) sind zwei vorhanden.

Eine vierte Gruppe endlich vereinigt die größte Zahl von Organen, nämlich fast alle, welche sich außer den schon genannten am Kopf

Digitized by Google

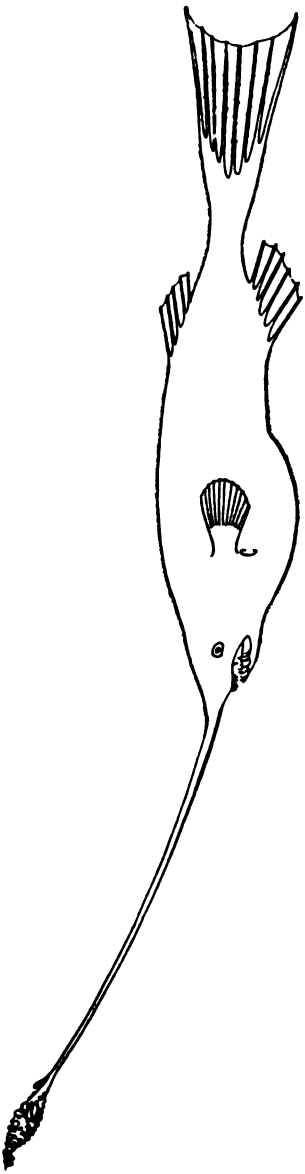


Fig. 186. *Gigantactis vanhöffeni Brauer.* (Nach Brauer.)

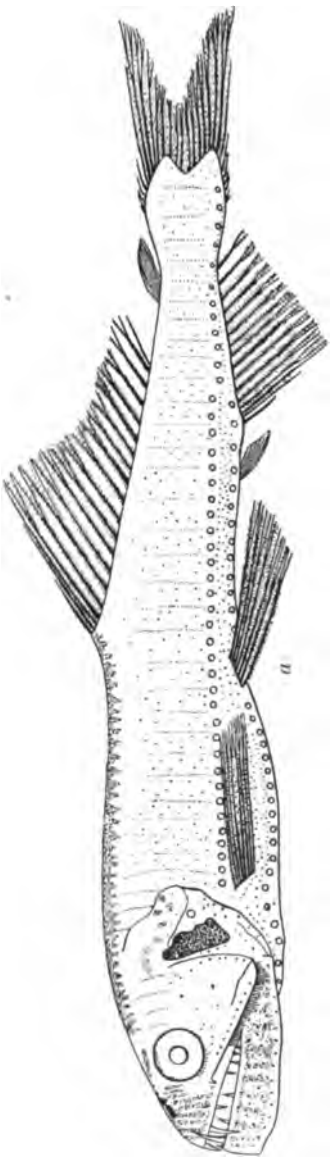


Fig. 187. *Batylychnus cyaneus Brauer.* (Nach Brauer.)

und Rumpf vorfinden; sie fehlen den Ceratiiden und, nebenbei bemerkt, auch allen Grundfischen. In bezug auf Zahl, Lage, Form, Größe und z. T. auch auf den Bau herrscht in dieser Gruppe eine

Digitized by Google

außerordentliche Mannigfaltigkeit. Sie können auf die ventrale Körperfläche beschränkt sein oder auch in der dorsalen liegen, nur in bestimmten Reihen und Gruppen oder auch unregelmäßig über den ganzen Körper verteilt sein, es können hundert Organe, aber auch Tausende vorhanden sein; bei *Dactylostomias* (Fig. 189) z. B. liegen sie fast so dicht nebeneinander in der Haut, wie die Drüsen in der eines Salamander.

* * *

Haben wir nun in großen Zügen wenigstens die wichtigsten Leuchtorganismen des Haliplankton

Fig. 188. *Malacosteus indicus Günther* mit zwei Paaren von Leuchtorganen. (Nach Chun.)

Das unter dem Auge gelegene Organ glänzt im Leben rubinrot; das hintere ist augenähnlich gestaltet, liegt in einer Grube und glänzt grün.

kennen gelernt, so müssen wir uns nun die Frage vorlegen, wo und wie im leuchtenden Organismus der Luminiszenzvorgang sich abspielt. Beginnen wir wieder bei den niedersten Formen, den Bakterien.

Bei ihnen geht die Lichtentwicklung vom Innern der Zelle aus, sie ist also intrazellulär. Von einer Ausscheidung eines Leuchtstoffes konnte Molisch nichts bemerken. Das Leuchten beruht höchstwahrscheinlich darauf, daß die lebende Zelle eine Substanz, das Photogen, erzeugt, das bei Gegenwart von Wasser und freiem Sauerstoff zu leuchten vermag. „Insofern kann das Licht der Pflanze überhaupt als ein Lebenslicht im wahren Sinne des Wortes bezeichnet werden."

Fig. 189. *Dactylostomias ater Brauer.* (Nach Chun.)

Digitized by Google

Das fragliche Photogen ist jedenfalls ein ungemein labiler Körper und wird nur in sehr geringer Menge gebildet. Alles, was das Leben der Zelle alteriert, zerstört auch das Photogen darin oder hemmt es doch in seiner Entstehung. Dagegen, daß das Leuchten wesentlich eine Funktion der Zelle ist und an die intakte Organisation der Zelle geknüpft erscheint, sprechen durchaus nicht die Beobachtungen, daß unter Umständen auch manche Gewebe und Zellen im toten Zustande zu leuchten vermögen; wir verweisen diesbezüglich auf den früher erwähnten, leuchtenden Darminhalt der Flugfische. Hier handelt es sich nur noch um einen rein chemischen Prozeß, um eine Substanz, die bei Gegenwart von Wasser und freiem Sauerstoff sich oxydiert und dabei leuchtet. Hier liegt kein vitaler Prozeß mehr vor. Vom Leben ist, wie Molisch schließt, nur die Entstehung des Photogens abhängig, das entstandene Photogen vermag aber auch unabhängig von der lebenden Substanz zu leuchten.

Bei dem Umstand, daß die Leuchtbakterien mit einer einzigen Ausnahme, *Bacterium phosphoreum* (und auch dieses stammt nach Molisch ursprünglich aus dem Meere), Meeresbewohner sind, war die Frage naheliegend, ob nicht Kochsalz einen auch für den Leuchtprozeß unumgänglich notwendigen Bestandteil des Meerwassers bilde. Und die Versuche zeigten in der Tat, daß sich Leuchtbakterien auf Nährboden ohne Kochsalzzusatz fast gar nicht entwickelten und auch nur äußerst schwach leuchteten. Allein nicht nur Kochsalz, sondern auch alle anderen Chloride ermöglichen Vermehrung und Lichtentwicklung; Cl K ruft sogar noch stärkeres Leuchten hervor als Cl Na. Molisch kommt schließlich zu dem Resultate, daß das Kochsalz durch Salze von ganz verschiedener Zusammensetzung vertreten werden kann, wenn sie nur in solchen Mengen geboten werden, daß hierdurch das Nährsubstrat mit dem Zellinhalt isotonisch wird.

Daß die Temperatur auf die Leuchtkraft der photogenen Bakterien nicht ohne Einfluß ist, kann schon daraus ersehen werden, daß die Photobakterien der Tropen höhere Temperaturen vorziehen, bei solchen wachsen und leuchten, während die der gemäßigten Zone gewöhnlich auf relativ niedrigere Temperaturen gestimmt sind und bei niedriger Temperatur intensiver und andauernder leuchten. Hohe Temperaturen in der Nähe der oberen Temperaturgrenze des Wachstums schädigen im allgemeinen das Leuchtvermögen, während niedere Temperaturen ganz gut ertragen werden. Nach Fischer gedeihen einige Leuchtbakterien schon bei 0° C, andere erst bei 3—5° C, wieder andere zeigten erst bei Temperaturen über 10° Wachstum. Von 13 verschiedenen Leuchtbakterien wuchsen nur 4 noch bei 37° C, wobei

Digitized by Google

aber nur *Microspira caraibica* leuchtete. Bei drei Arten wurde sogar noch bei 46° C Wachstum beobachtet. Bei Beijerincks „*Photobacterium indicum*" liegt das Optimum für Wachstum und Lichtproduktion bei 30—32°, bei der *Microspira luminosa* der Nordsee bei 25—28°.

Endlich hat es sich gezeigt, daß die Lichtentwicklung bei den Leuchtbakterien weder an das Wachstum noch an die Atmung notwendig gebunden ist; die Zellen können leben, wachsen und atmen ohne zu leuchten. Wohl aber erfordern sowohl Wachstum als auch Lichtentwicklung die gleichzeitige Anwesenheit eines peptonartigen Körpers, der den notwendigen Stickstoff zu liefern hat, und einer kohlenstoffhaltigen Verbindung, die nicht stickstoffrei zu sein braucht. Pepton allein ermöglicht weder Leuchten noch Wachstum.

Wir haben bereits früher darauf hingewiesen, daß das Leuchten der Bakterien ein kontinuierliches ist; das pflanzliche Licht strahlt, solange die stofflichen Bedingungen für seine Entstehung überhaupt gegeben sind, in gleichmäßiger, den gegebenen Bedingungen entsprechender Stärke.

Im Gegensatz zu diesem kontinuierlichen Leuchten der Pflanzen ist das der Tiere, mit Einschluß der Peridineen, ein diskontinuierliches und zwar ist, wie Reinke speziell für *Ceratium tripos* festgestellt hat, für das Leuchten jedesmal ein äußerer Reiz nötig, sei es nun ein mechanischer (Stoß oder Schlag), ein thermischer, chemischer oder elektrischer. Die chemischen Reize scheinen am meisten zu wirken, denn viele Leuchttiere leuchten auf chemische Reize noch auf, wenn sie auf mechanische Insulte nicht mehr reagieren. Vergleichbar den Erscheinungen, die Johannes Müller zur Aufstellung des Gesetzes von den spezifischen Sinnesenergien veranlaßte, antwortet wohl jedes leuchtfähige Tier auf diese verschiedenartigen Reize mit Lichtentwicklung.

Bei häufiger Wiederkehr der Reizung, z. B. bei häufigen Erschütterungen, schwindet die Fähigkeit der Lichtproduktion rasch und tritt erst nach einer gewissen Erholungszeit wieder auf. Hieraus erklärt sich nach Pütter die Beobachtung, daß bei lebhaft bewegter See infolge der zu häufigen und lebhaften Reizung gar kein Leuchten der Noctilucen zu beobachten ist, während die geringeren und weniger häufigen Bewegungen bei ruhigem Wetter durch Aufleuchten der gereizten Tiere beantwortet werden. Allerdings müßte es nach meinen Erfahrungen schon schwerer Seen bedürfen, um die kleinen Feuerwerker zum „Feuereinstellen" zu bewegen. Ich konnte auf der Adria in einer sehr stürmischen Nacht, durch Zufall von einem Reisegenossen

Digitized by Google

aufmerksam gemacht, der verdächtig lange über die Bordwand gebeugt war, prächtiges Meeresleuchten beobachten, und Weitlaner fand bei stürmischer Monsunsee die Wellenkämme und deren Schaum von Noctilucen hell erleuchtet.

Die früher erwähnte Auffassung, daß die Luminiszenz auf einer Oxydation der Photogene beruht, würde uns befriedigen, wenn uns auch aus der unbelebten Natur Fälle bekannt wären, in denen durch Oxydationen eine Chemoluminiszenz zustande kommt, und das ist in der Tat der Fall. Radziszewski fand im Jahre 1880 schon eine Reihe von organischen Verbindungen (Paraldehyd, Traubenzucker, gewisse ätherische Öle, Kohlenwasserstoffe, Alkohole u. dgl.), die bei alkalischer Reaktion sich mit aktivem Sauerstoff unter schwacher Lichtentwicklung langsam oxydieren; er wies auch darauf hin, daß unter den Stoffen, die bei ihrer Oxydation Luminiszenz zeigten, sich viele befinden, die als Bestandteile von Organismen weit verbreitet vorkommen, z. B. Lecithin, Fette, Cholesterin, ätherische Öle u. dgl.

Bei den Bakterien nun scheint man anzunehmen, daß das gesamte Zellplasma sich an der Lichterzeugung beteiligt; wir hätten es da, meint Pütter, mit Gebilden zu tun, „die alle physiologischen Leistungen gleichmäßig vollbringen müssen und nicht an eine oder die andere spezielle Leistung in einseitiger Weise angepaßt sind."

Schon bei den Peridineen dürfen wir mit Plate vermuten, daß durch die Oxydation der zahlreichen Ölkugeln am hinteren Körperende seines *Pyrodinium bahamense* (Fig. 177, S. 294) das Licht hervorgerufen wird, und gerade von *Peridinium divergens* (Fig. 176, S. 294), der leuchtenden Peridinee des Triester Golfes, erwähnt Bütschli die auffallend vielen Fettropfen, die „nach Pouchet nicht selten einen Kranz längs der Querfurche bilden".

Bezüglich der *Noctiluca* (Fig. 178, S. 295) möchten wir an die Beobachtung von Quatrefages erinnern, „daß das Licht der *Noctiluca* aus zahllosen kleinen Lichtpunkten zusammengesetzt ist" und daher mit Bütschli annehmen, daß die Lichtentwicklung hier ebenfalls nicht vom gesamten Plasma ausgeht, sondern von „zahlreichen kleinen Körnchen im Wandplasma".

Rücksichtlich der Radiolarien endlich glaubt Brandt, daß die Ölkugeln die Hauptrolle beim Leuchten der Spaerozoen spielen; er bezeichnet sie direkt als Leuchtorgane der Sphaerozoen.

Es muß uns sonach selbstverständlich erscheinen, wenn bei den höheren, vielzelligen Tieren nicht der gesamte Organismus leuchtet, sondern im Sinne der Arbeitsteilung erst nur einzelnen Zellen, dann immer größeren, komplizierteren Zellgruppen die Aufgabe zukommt,

Digitized by Google

Licht zu produzieren und zwar sind es durchgehends Drüsenzellen, die dazu herangezogen werden.

Wenn wir nach diesen Gesichtspunkten nun die Leuchtorgane der Metazoen kurz besprechen wollen, werden wir am besten mit den Coelenteraten beginnen.

Die Leuchtorgane der Ctenophoren haben wir nach Chun in jenen stark vacuolenhaltigen, mit Fettröpfchen erfüllten Entodermzellen zu suchen, welche als Gefäßwülste an den leuchtenden peripheren Gefäßen entwickelt sind (Fig. 190 *gw*). Daß die Leuchtorgane so häufig in der nächsten Nähe von Gefäßen zu finden sind, ist bei ihrer großen Abhängigkeit vom Sauerstoff nicht zu verwundern; wir begreifen auch, warum bisweilen Geschlechtsdrüsen, als Orte lebhafter chemischer Umsetzungen, gelegentlich Lichtstrahlen aussenden können, wie dies außer bei Ctenophoren auch bei einigen Hydromedusen (Oceania) der Fall ist.

Fig. 190. Querschnitt durch eine Rippenröhre von *Beroë ovata Eschz.* (Nach Schneider.)
♀ weibliche Gonade; ♂ männliche Gonade; *gw* Gefäßwulst (Leuchtorgan).

Bei anderen Medusen wiederum ist nach Pütter u. a. die ektodermale Zellage, die die Körperdecke bildet, der Sitz der Luminiszenz; gelegentlich ist sie auf besondere drüsige Organe beschränkt, die an der verdickten Basis der größeren Randcirren oder in deren Nähe liegen und dann wie ein Kranz von Feuerfunken erscheinen.

Einen sehr einfachen Bau zeigen die Leuchtdrüsen niederer Krebse, so die der Copepoden. Nach den Untersuchungen Giesbrechts leuchten unter den zahlreichen Hautdrüsen der Centropagiden nur die grün-gelb gefärbten, die dann bei den einzelnen Arten durch konstante und für die Art charakteristische Zahl und Lage leicht von den nichtleuchtenden zu unterscheiden sind.

Bei *Pleuromamma* (Fig. 183, S. 299) und *Lucicutia* sind die Leuchtdrüsen einfach, bei *Heterorhabdus* finden wir Zwillingsdrüsen. Bei *Oncaea conifera* sind bereits sämtliche Hautdrüsen zu Leuchtdrüsen umgewandelt, ihre Form ist viel unregelmäßiger, und ihr Inhalt besteht nicht wie bei denen der Centropagiden aus klaren Tröpfchen, sondern aus einer leicht trüben, feinkörnigen Masse. Vielleicht hängt damit auch die verschiedene Farbe des *Oncaea*-Lichtes zusammen: es ist nicht grünlich, sondern wie bei den *Euphausia*-Larven entschieden blau. Giesbrechts

Digitized by Google

Experimente haben weiter bezüglich der Exkretion der Drüsen ergeben, daß der auf die Leuchttiere ausgeübte Reiz nicht unmittelbar das Leuchten, sondern nur die Entleerung der Leuchtdrüsen veranlaßt, daß das Leuchten nicht an dem lebenden Protoplasma der Drüsenzelle, sondern an dem von ihr produzierten toten Sekret auftritt und daß es eine Begleiterscheinung der Einwirkung ist, welche das Leuchtsekret von dem umgebenden Medium erfährt. Gewöhnlich findet das Leuchten dicht vor den Drüsenmündungen statt, zuweilen aber, wie bei einer *Pleuromamma*-Art, werden die Leuchttropfen so kräftig ausgestoßen, daß das Wasser hinter dem Tier noch eine gute Strecke weit aufleuchtet; wir haben somit hier ein klassisches Beispiel extrazellulärer Luminiszenz vor uns.

Ein ähnlicher Vorgang ist das Leuchten gewisser Ostracoden, der „marine fire-flyes", wie sie die Japaner nennen (Watanabe). Als Leuchtorgan fungiert hier die Oberlippendrüse (Müller, nach Doflein eine „Maxillardrüse"), die im Hintergrunde eines häutigen Sackes gelegen ist. Dieser Sack mündet nach vorn und unten durch mehrere Öffnungen aus, welche sich auf zitzenförmig vorgestreckten Papillen befinden. Der vordere Teil des Sackes dient als Reservoir für das aus der Drüse ausgeschiedene Sekret. Durch Muskelkontraktion wird das Drüsensekret durch die Zitzenöffnungen ausgepreßt. „Im Leben sieht man dann das vorher gelb gefärbte Sekret in langen Bändern hervorspritzen, im Meerwasser sofort in lebhaftem blauen Licht aufleuchtend. Es breitet sich zunächst zwischen den Schalen aus, macht das ganze Tier leuchtend, und während das Tier davonschwimmt, hinterläßt es eine lang nachleuchtende Spur im Wasser; Ruder, Netze, Hände, alles wurde von dem Sekret der in großen Massen vorkommenden Tiere auf Minuten lang leuchtend" (Doflein). Im Prinzip gleich gebaut ist die schon früher von Müller genauer untersuchte Leuchtdrüse von *Pyrocypris chierchiae* (Fig. 191).

Fig. 191. Oberlippe (Leuchtorgan) von *Pyrocypris chierchiae Müller*. (Nach G. W. Müller.) Von der Seite gesehen, nach Zerstörung des Pigmentes.

Von den immerhin sehr einfach gebauten Leuchtdrüsen der Copepoden und Ostracoden bis zu den so komplizierten Leuchtapparaten der Euphausiden, wie sie Chun trefflich schildert, ist nun allerdings ein großer Sprung, doch scheint es auch hier an Übergängen nicht zu fehlen, wenngleich wir darüber vorläufig noch recht wenig wissen. Daß den Schizopoden nicht ausschließlich so kunstvoll aufgebaute

Digitized by Google

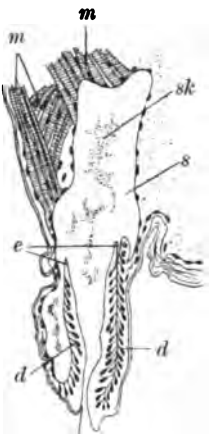


Fig. 192.
Längsschnitt durch das Leuchtorgan von *Gnathophausia calcarata G. O. Sars.* (Nach Illig.)
sk Leuchtsekret; *d* Drüsenschläuche, aus denen das Leuchtsekret *sk* abgeschieden wird; *e* Mündung derselben in ein größeres Reservoir *s*; *a* Mündung desselben nach außen; *m* an den Drüsensack sich ansetzende Muskeln.

Leuchtorgane zukommen, wie sie uns Chun vorführt, beweisen die kürzlich von Illig beschriebenen Leuchtdrüsen an den knopfartigen Hervorragungen der 2. Maxillen bei den Gnathophausien (Fig. 192).

Das leuchtende Sekret wird hier von 2 Drüsenschläuchen *(d)* abgeschieden, die (bei *e*) in ein größeres Reservoir (*s*) münden, von dem ein Kanal nach außen führt *(a)*. Die Muskeln *(m)*, die sich an das Reservoir ansetzen, deuten darauf hin, daß das Reservoir durch Muskelkontraktion entleert wird, und in gleicher Weise stellt sich Chun auch das Ausspritzen des Leuchtsekretes bei den leuchtenden Copepoden vor.

Bei den eigentlichen Euphausiden werden wir zunächst auf einen fundamentalen Unterschied stoßen: Die Leuchtorgane sind bei ihnen nicht nach außen geöffnet, sondern allseits geschlossen; es kann demnach hier kein Leuchtsekret nach außen abgeschieden werden, sondern es muß der ganze Leuchtprozeß sich im Innern des Organes abspielen.

Von der Einrichtung des Euphausiden-Leuchtapparates interessiert uns zunächst der hinter dem lichtaussendenden Apparat gelegene parabolisch gekrümmte Reflector, der das Licht nach vorne reflektiert, weil er bei den so überraschend mannigfaltigen pyrotechnischen Kunststücken der schaffenden Natur eines der bei höheren Tieren am häufigsten verwendeten Requisiten zu sein scheint.

Schon bei dem prächtigen Muschelkrebs, der während der Valdivia-Expedition gefischt wurde, bei *Gigantocypris agassizi* (Farbentafel Fig. 8), fielen Chun sofort zwei perlmutterglänzende Stellen am Kopfabschnitt auf, die er „Reflektoren" nannte, obwohl er kein Leuchten beobachten konnte. Müller, der Bearbeiter der Ostracodenausbeute, nennt sie einfach „eigentümlich gestaltete Sehorgane", ohne sich, wie es scheint, eingehender mit ihnen befaßt zu haben. Nach den neuesten Untersuchungen Lüders' dürfen wir bei dem Medianauge dieses Riesenostrakoden ein viel intensiveres Leuchten annehmen, als

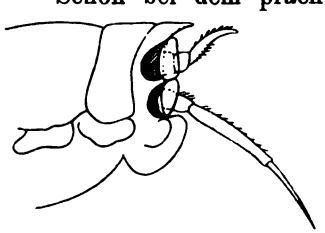


Fig. 193. Kopf von *Scypholanceola* mit den beiden Reflektororganen einer Seite. (Nach Woltereck.)
Hinter der medianen Trichterwand ist der Ansatz der Antennen sichtbar (punktiert). Das Trichterinnere ist hell-, die Drüse am Boden dunkelstraffiert angegeben.

Digitized by Google

es bei anderen Ostrakoden (Cypridinen) vorkommt; dafür sprechen Größe und Perlmutterglanz der hinter dem Medianauge gelegenen, schon erwähnten Reflektoren. Ein eigentümlicher Accomodationsapparat ermöglicht „die aus dem Auge reflektierten Strahlenbündel in bestimmter Richtung zu dirigieren, so daß vorbeischwimmende Artgenossen oder Beutetiere, kleine Kruster usw., wenn sie in den Bereich dieser anlockenden Blendlaternen kommen, von den seitlichen paarigen Augen bemerkt werden können".

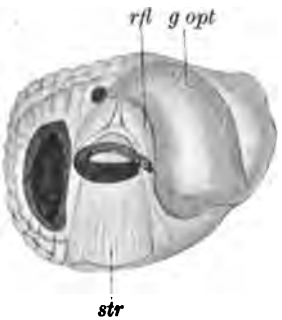


Fig. 194. Auge einer wahrscheinlich zu *Nematoscelis* gehörigen Larve. (Nach Chun.) *rfl* Reflektor des Leuchtorganes; *g opt* Ganglion opticum; *str* Streifenkörper des Leuchtorgans.

Eigenartige Cuticulargebilde bemerkte kürzlich Woltereck am Kopf einer Hyperide (Fig. 193). An Stelle der einfachen Wangenkante finden sich hier jederseits zwei Trichter oder Becher, in deren Grund je eine umfangreiche, oft vorgewölbte Drüsenmasse von roter oder bräunlicher Farbe gelegen ist. „Diese Bildung ist mir, schreibt Woltereck, ganz unverständlich, wenn wir nicht annehmen, daß die Drüsen leuchten und die Trichterwände das erzeugte Licht als Reflektoren verstärken."

Von den kompliziert gebauten Leuchtorganen der Euphausiden wollen wir zunächst diejenigen betrachten, die als relativ ansehnliche, konische Gebilde an der hinteren Außenfläche des Facettenauges zwischen Augenstiel und der die äußersten Facetten abgrenzenden Pigmentschicht liegen (Fig. 194, 195; 205, S. 325).

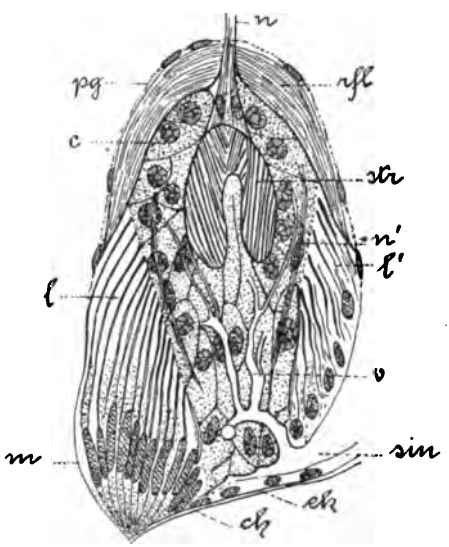


Fig. 195. Augenorgan von *Nematoscelis rostrata* (= *microps G. O. Sars juv.*). (N. Chun.) *c* Zellkörper; *ch* Chitinskelett; *ek* Matrix des Chitins; *l* der facettierten Augenregion anliegendes Lamellensystem; *l'* gegenüberliegendes Lamellensystem; *m* Matrixzellen der Lamellen mit ihren langen Kernen; *n* Leuchtnerv; *n'* Nerven?; *pg* roter Pigmentmantel; *rfl* Reflektor; *sin* Blutsinus; *str* Streifenkörper; *v* Kapillargefäße.

Dem uns schon bekannten Reflektor (*rfl*) liegt hier an der Konvexseite ein roter Pigmentmantel (*pg*) an, an der Konkavseite eine Reihe von Zellen, denen nach Chun sowohl der

Digitized by Google

Reflektor wie der zentral gelegene Streifenkörper (*str*) seine Entstehung verdankt. Der ganze Apparat ist von einem System von Lamellen (*ll'*) umgeben und reichlich von Blut umspült, das in einem mächtigen Blutsinus (sin) in das Organ eintritt und in einem reich verzweigten Capillarsystem weit ins Innere vorzudringen scheint. Von oben her tritt, den Reflektor durchbrechend, ein Leuchtnerv heran. Während Sars, Chun, Giesbrecht und Doflein den Streifenkörper als die Lichtquelle betrachten, gelangte Trojan (Fig. 196) zur Überzeugung, daß die sezernierenden Zellen (*lp*) die wahre Lichtquelle in den Leuchtorganen der Euphausiden darstellen. Das

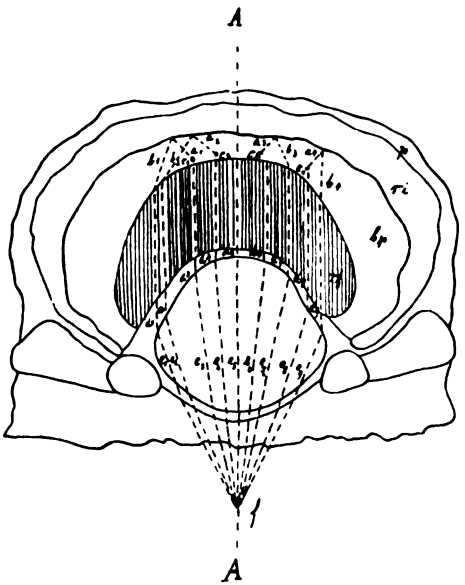


Fig. 196
Schematischer Axialschnitt durch ein thorakales Leuchtorgan von *Nyctiphanes conchii*.
(Nach Trojan.)

a_1—a_4, b_1 - b_4 Lichtstrahlen, die in der Zone der proximalen Leuchtzellen entstehen und vom inneren Reflektor (*ri*) zurückgeworfen werden; c_1—c_4 Lichtstrahlen, die den direkten Weg nach außen nehmen; d_1—d_3 Lichtstrahlen nach dem Durchgange durch den Refraktor (*rf*); e_1—e_3 Lichtstrahlen, durch die Linse gebrochen; *A* Achse; *f* Brennpunkt; *lp* proximale Leuchtzellen; *rf* Refraktor (straffiert); *ri* innerer Reflektor; *p* Pigment.

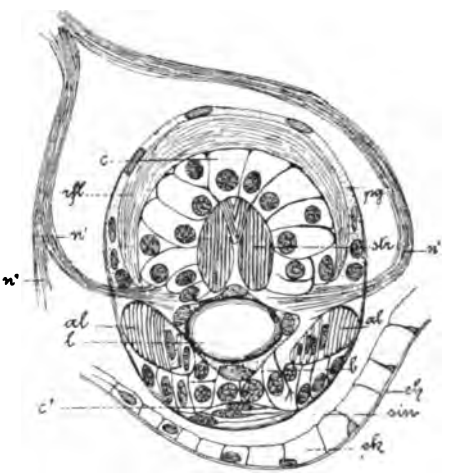


Fig. 197.
Thorakales Leuchtorgan von *Nematoscelis mantis* (= *N. microps G. O. S. juv.*).
(Nach Chun.)

al Lamellenring; *b* Bildungszellen der Linse; *c* Zellkörper; *c'* abgeplattete Zellen der Außenfläche; *ch* Chitinskelett; *ek* Matrix des Chitins; *l* Linse; *n'* Gabeläste des Leuchtnerven; *n''* Extremitätennerv; *pg* Pigment; *rfl* Reflektor; *sin* Blutsinus; *str* Streifenkörper.

Leuchtsekret aber soll zugleich auch den Baustoff für den Reflektor (*ri*) wie für den Streifenkörper (*rf*) abgeben und der Streifenkörper als Refraktor dienen.

Die Leuchtorgane des Augenstieles sind drehbar wie die des Thorax und Abdomens (Fig. 197).

Digitized by Google

Auf Pigmentmantel (*pg*), Reflektor (*rfl*), Zellkörper (*c*) und Streifenkörper (*str*) folgt hier als Novum eine Linse (*l*), die in dem hier ringförmig angeordneten Lamellensystem (*al*) eingebettet liegt, so daß die Leuchtapparate das aus dem Innern ausstrahlende Licht wie Blendlaternen in einer bestimmten Richtung konzentrieren können (Vgl. Fig. 196). Der Leuchtnerv geht hier vom Bauchganglion ab und teilt sich in zwei Äste (*n'*), die das Organ bogenförmig umgreifen und seitlich in den Zellkörper eindringen.

Die verschiedene Lage und die Beweglichkeit der Leuchtorgane ermöglicht es ihrem Träger, in der abyssalen Finsternis Objekte zu beleuchten, die unter, hinter und seitwärts, sowie bis zu einem bestimmten Bereich vor dem Tiere sich befinden.

Etwas verschieden von dem oben besprochenen und noch weit weniger genau erforscht ist der Bau der Leuchtorgane von *Sergestes*. Hansen unterscheidet bei dem Thoraxorgan von *Sergestes challengeri* eine Chitinlinse (*a*), an der eine dünne Außenschicht (a_1) zu bemerken ist, eine Innenlinse (*b*), eine Drüsenschicht (*d*), die von der Innenlinse durch eine dünne Lamelle (*c*) geschieden ist, sowie einen Reflektor (*e*), der von einer dünnen Hüllschicht (*f*) außen umgeben ist.

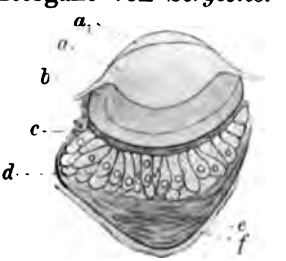


Fig. 198. *Sergestes challengeri H.* Leuchtorgan vom Thorax. (Nach Hansen.) *a* Chitinlinse mit Außenschicht a_1; *b* Innenlinse; *c* dünne Lamelle; *d* Drüsenschicht; *e* Reflektor; *f* Hüllschichte.

Auch unter den leuchtenden Mollusken finden wir neben den einfachen Leuchtdrüsen (pelagische Opistobranchier) sehr komplizierte Leuchtorgane vor, nämlich bei den Cephalopoden. Entsprechend den verschieden gebauten Organen am Augenstiel und Thorax bzw. Abdomen der Euphausiden finden wir auch bei gewissen Tintenfischen einen diesbezüglichen Dimorphismus ausgebildet. Es wurden Arten gefunden, deren Augenorgane nicht unwesentlich von dem Bau der Hautorgane verschieden sind; ja die neueren Untersuchungen von Hoyle und Chun haben einen Polymorphismus der Leuchtorgane aufgedeckt, „wie er ähnlich hochgradig entwickelt bis jetzt noch von keinem Organismus bekannt geworden ist". Ganz einzig steht in dieser Beziehung die wundervolle Gattung *Thaumatolampas* da. Sie besitzt im ganzen 22 Leuchtorgane, welche nach Chun nach nicht weniger denn 10 verschiedenen Prinzipien gebaut sind, unter denen wohl jene die merkwürdigsten sind, wo 2 Organe aufeinander geschachtelt erscheinen.

Es würde uns zu weit führen, die mannigfaltigen Konstruktionen

Digitized by Google

der Leuchtorgane im einzelnen zu besprechen. Wie bei den Euphausiden finden wir auch hier (Fig. 199) zunächst Pigmenthüllen (*pg*), die nur selten fehlen oder durch das Pigment benachbarter Organe ersetzt werden; es fehlt auch der parabolische Reflektor nicht, der seine Anwesenheit meist schon bei der Betrachtung der Organe von außen durch den stark irrisierenden bzw. perlmutterartigen Glanz verrät; er wird von polyedrischen, mit lichtbrechenden Körnern gefüllten Zellen, oder, ähnlich wie bei Euphausiden, aus Lamellensystemen gebildet, oder aber wir finden, wie bei *Calliteuthis reversa*, in regelmäßig sich durchschneidenden Kurven sog. Spindelzellen (c. fusif.) zwischen Pigmenthülle und Leuchtkörper eingelagert. Letztere (*phot*) erinnern in ihrer Struktur vielfach an die sog. Streifenkörper der Euphausiden. In manchen Fällen hat der vom Leuchtkörper entsendete Lichtkegel ebenfalls wieder eine vorgelagerte Linse (*l*) zu passieren. Endlich sei noch einer wunderbaren, bis jetzt nur bei *Histioteuthis* und *Calliteuthis* nachgewiesenen Nebeneinrichtung gedacht, die in Gestalt eines reflektierenden, schwach parabolischen Spiegels (*spec*) vor dem Leuchtorgane auftritt. Chun glaubt weiters gefunden zu haben, wie das verschiedenfarbige Licht der einzelnen Leuchtorgane zustande kommt. Die Färbung scheint mit gewissen Zellen in Zusammenhang zu stehen, welche wie eine farbige Scheibe vor dem Leuchtkörper eingeschaltet sind. Bei *Calliteuthis* liegen nämlich vor dem Spiegel Chromatophoren (*chr*). Da nun nach den Untersuchungen von Steinach die Chromatophoren auf intensive Belichtung durch eine Expansion reagieren, so liegt die Annahme sehr nahe, daß sie während der Phosphoreszenz gleichfalls sich aus-

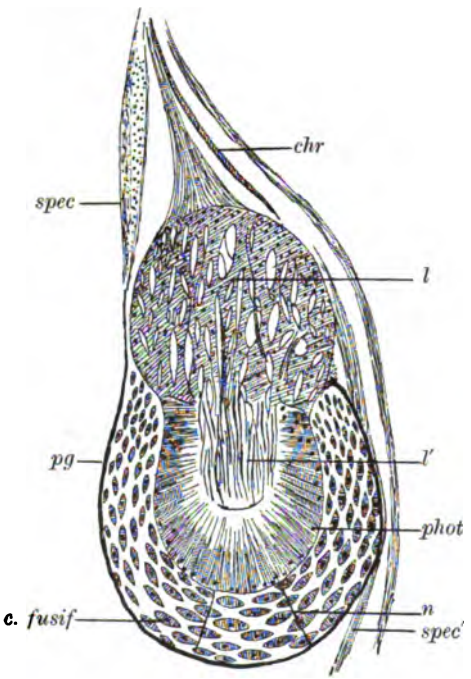


Fig. 199. Längsschnitt durch ein Leuchtorgan von *Calliteuthis reversa*. (Nach Chun.) Rechts die Außenfläche des Organs; *phot* Leuchtkörper; *c. fusif* Spindelzellen (Reflektor); *pg* Pigmenthülle; *l* Linse; *l'* zentraler Teil der Linse; *n* Nerven; *spec* Spiegel; *spec'* Distalabschnitt des dem darunter gelegenen Organ zugehörigen Spiegels; *chr* Chromatophore vor der Außenfläche des Spiegels.

Digitized by Google

breiten und nicht als absorbierende Pigmenthüllen, wie man früher annahm, sondern, wie Chun meint, direkt als farbige Scheiben wirken.

Selbstverständlich sind auch die Leuchtorgane der Cephalopoden reichlich mit Blutgefäßen versorgt, die innerhalb des Leuchtkörpers zuweilen ein wahres Wundernetz von Kapillaren bilden, und auch die Innervierung des Leuchtkörpers konnte von Joubin, Hoyle und Chun vielfach nachgewiesen werden.

Ungleich einfacher als die eben besprochenen dürften die Leuchtorgane der planktonischen Würmer und die der Pyrosomen gebaut sein. Bei den Einzelindividuen der letzteren (Fig. 200) liegt jederseits über der Mitte des Flimmerbogens (*f*) im peripharyngealen Blutsinus ein flachgedrückter linsenförmiger Mesenchymzellhaufen, den Panceri als Leuchtorgan erkannte (*lm*).

Bei den Leuchtfischen kennen wir gegenwärtig 26 verschiedene Arten von Leuchtorganen. Den einfachsten Typus stellen die Tentakelorgane dar, deren wir in der ersten Gruppe der früher (S. 302) gegebenen Einteilung bereits Erwähnung taten. Es handelt sich hier (Fig. 201) um nach außen geöffnete Hohlräume, einfache kugelige Säcke, deren Wände von Drüsenzellen (*dr*) ausgekleidet sind. Auch Reflektor (*r*) und Pigmentmantel konnten nachgewiesen werden. Blutgefäße und Nervenfasern dringen reichlich in das Organ ein.

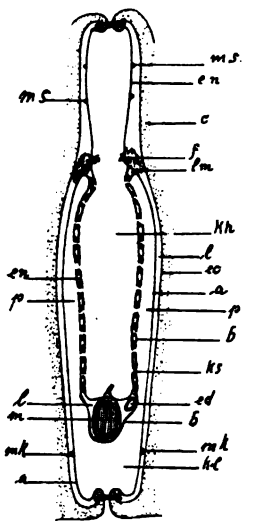


Fig. 200. Schematischer Längsschnitt durch ein Pyrosomaindividuum. (Nach Seeliger.)
(Die Zahl der Kiemenspalten ist in Wirklichkeit größer.)
a Außenwand der Peribranchialräume u. der Kloake; *b* Innenwand derselben; *c* äußerer Zellulosemantel; *ec* Ektoderm; *ed* Enddarm; *en* Entoderm des Schlundes u. des Kiemendarmes; *f* Flimmerbogen; *kh* Kiemendarmhöhle; *kl* Kloake; *ks* Kiemenspalten; *l* primäre Leibeshöhle; *lm* Leuchtorgane; *m* Magen; *mk* Kloakenmuskel; *ms* Schlundmuskel; *p* Peribranchialhöhle.

Im Gegensatz zu diesen Tentakelorganen sind die Organe der zweiten Gruppe geschlossene Drüsenmassen ohne Lumen, meist auch ohne Reflektor und Pigmenthülle.

Die Organe der dritten Gruppe liegen tief in der Cutis, in mehr oder weniger großer Entfernung von der Epidermis, die vorliegenden Schichten sind aber durchsichtig und die Organe große runde Drüsensäckchen ohne Ausführungsgang, doch mit Reflektor und Pigmenthülle ausgestattet, und zeigen insofern eine höhere Differenzierung, als sie durch anhaftende Muskeln ventral abgedreht werden können.

Digitized by Google

Alle Organe der vierten Gruppe (Fig. 202) haben einen Pigmentmantel (*p*), und bei allen enthält der von einer dünnen Kapsel umschlossene Binnenkörper eine bestimmte Art von Drüsenzellen (*dr*); diese sind stets mit körnigem Sekret dicht erfüllt, und in einer basalen körnerfreien Zone liegt der Kern. Bei einigen Formen treten weitere Differenzierungen auf, indem man an dem Innenkörper einen medianen (*dr*), zentralen (*cl*) und lateralen (*ll*) Teil unterscheiden kann. Dem letzteren können auch stark lichtbrechende Stäbchen eingelagert

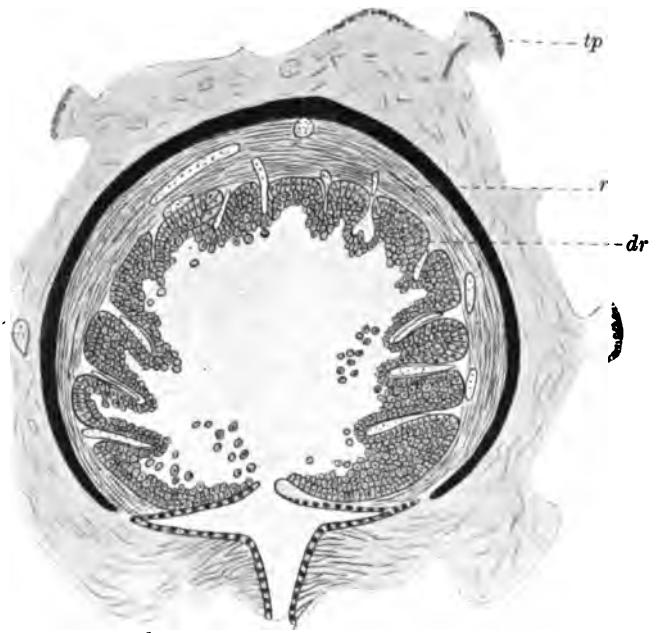


Fig. 201. Leuchtorgan eines *Ceratiiden (Gigantactis sp.)*. (Nach Brauer.)
tp Tastpapillen; *r* Reflektor, darüber der (schwarze) Pigmentmantel; *dr* Drüsenzellen.

sein. Wir haben es hier offenbar wieder mit Gebilden zu tun, die wie Linsen wirken. Auch ein Reflektor (*r*) läßt sich nachweisen, dem in manchen Fällen noch eine gallertige Schicht (*g*) vorgelagert ist. Sonderbarerweise finden sich bei manchen Organen dieser Gruppe Nerven und Blutgefäße nur spärlich vor. Das von den Leuchtorganen entsendete Licht wird zumeist nach außen vom Körper fortgeworfen, gewöhnlich lateral ventral, bei einigen aber auch dorsal, rostral und kaudal, bei manchen Stomiatiden aber ist das Leuchtorgan nach der Kiemenhöhle hin geöffnet, und bei anderen wird das Licht gar in das Innere des Kopfes entsendet, bei nicht wenigen

Digitized by Google

Formen ausschließlich in die vordere Augenkammer. Dies ist nach Brauer bei den „orbitalen Organen" der Fall. Endlich sind auch leuchtende Fische bekannt, bei denen, ähnlich wie bei gewissen Tintenfischen, Doppelorgane vorhanden sind. *Chaudiolus* und *Stomias* zeigen insofern noch eine höhere Stufe der Ausbildung, als hier nicht nur Doppelorgane vorhanden sind, sondern außerdem bei ersterer Gattung zwei, bei letzterer gar vier kleinere schalenförmige, welche ebenfalls zu einer Gruppe vereint sind und deren Licht auch die gleiche Richtung nimmt.

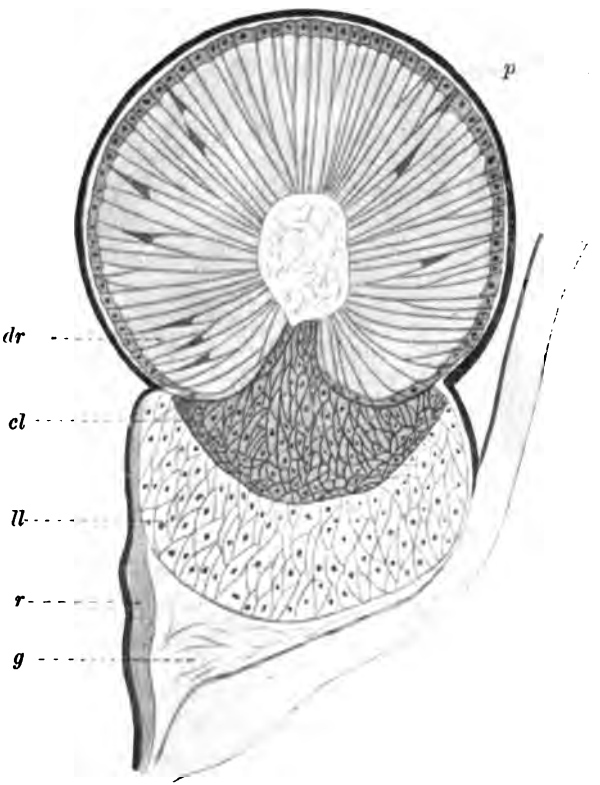


Fig. 202. Leuchtorgan von *Chauliodus sp.* (Nach Brauer.) *p* Pigmentmantel; *dr* Drüsenzellen im medialen Teil des Innenkörpers; *cl* zentraler Teil des Innenkörpers; *ll* lateraler Teil des Innenkörpers; *r* Reflektor, *g* gallertige Schicht.

* * *

Resumierend hätten wir somit im Haliplankton zu unterscheiden:

1. Leuchtende Pflanzen, Bakterien, mit intracellulärer Luminiszenz vielleicht der ganzen Zelle.
2. Leuchtende Tiere; bei diesen erstreckt sich die Leuchtfähigkeit wohl niemals auf den gesamten Organismus, sie ist vielmehr beschränkt
   a) bei Protozoen auf gewisse ölige oder fettige Zellorgane;
   b) bei Metazoen wohl durchgehends auf Drüsen oder Drüsengewebe, doch kann der Drüsencharakter der letzteren oft völlig verwischt sein. Der Leuchtprozeß kann an das Austreten eines Sekrets geknüpft sein, das dann erst nach erfolgter Berührung mit dem umgebenden Medium aufleuchtet (extracelluläre Luminiszenz); er kann sich aber auch in einem von der

Digitized by Google

Außenwelt vollkommen isolierten Leuchtorgan abspielen (intracelluläre Luminiszenz).

In ursächlichem Zusammenhang mit dem Leuchtvermögen steht die Bildung eines (noch hypothetischen) Leuchtstoffes, des Photogen. Als integrierenden Bestandteil der komplizierteren Leuchtorgane haben wir den Leuchtkörper anzusehen, dem als Nebenapparate (zur Verstärkung des Leuchtens) noch beigegeben sein können: Pigmentmantel, Reflektor, Refraktor, Linsen, Spiegel. Von Wichtigkeit für den Leuchtprozeß sind weiter die in den Leuchtkörper eindringenden Blutgefäße und Nerven. Die Farbe des Lichtes kann sehr verschieden sein, in Ausnahmsfällen ist sie bedingt durch die Farbe der dem Organ vorgelagerten Chromatophorenschicht. Die Leuchtorgane können fix oder durch Muskeln beweglich sein. Durch Muskeltätigkeit dürfte auch der Austritt des Leuchtstoffes aus den Leuchtdrüsen erfolgen.

* * *

Im folgenden sollen noch kurz die physikalischen Eigenschaften des Organismenlichtes zur Sprache kommen.

Wir sind gewohnt, bei Lichtentwicklung auch gleichzeitig Wärmeentwicklung wahrzunehmen. Daß es sich in unserem Falle nicht um ein derartiges Leuchten handeln kann, liegt auf der Hand: sind doch die leuchtenden Planktonten durchwegs poikilotherme Wesen. Die Versuche von Ehrenberg mit leuchtendem Seewasser, von Quatrefages mit einer bedeutenden Menge *Noctiluca*, von Panceri mit Pyrosomen, Medusen und Siphonophoren ergaben keine Temperaturerhöhung während des Leuchtens: Das Organismenlicht ist also ein kaltes Licht, das entweder keine oder nur sehr wenige Mengen von Wärmestrahlen enthält. Dies scheint auf den ersten Blick der Annahme, daß es sich beim Leuchtprozeß um einen Oxydationsprozeß handle, zu widersprechen, allein das kalte Licht wird erklärlich, wenn man bedenkt, daß auch bei den von Radziszewski aufgefundenen leuchtenden Substanzen der Verbrennungsprozeß äußerst langsam vor sich geht. Die zahlreichen Untersuchungen über die Intensität des Lichtes leiden alle, bis auf wenige Ausnahmen, an einem und demselben Fehler: sie sind lediglich rein subjektiver Art. Die Lichtstärke wird gemessen nach der Lesbarkeit von Buchstaben, der Sichtbarkeit von Uhrziffern oder Uhrzeigern, es wird angegeben, auf welche Entfernung man den leuchtenden Organismus noch wahrnehmen konnte, oder aber es werden Vergleiche mit anderen natürlichen oder künstlichen Lichtquellen gemacht.

So fand Humboldt, daß Buchstaben bei Meerleuchten noch in

Digitized by Google

„4—5 Fuß Entfernung" zu lesen seien, beim Leuchten von 5—6 Kaffeelöffel von *Noctiluca miliaris*, die auf einem Filter ausgebreitet wurden, waren nach Quatrefages die Uhrziffern noch in 1 Fuß Entfernung erkennbar, und eine Schicht dieser Flagellaten von 15 mm Durchmesser und 10 mm Höhe soll auf 1 m Entfernung kaum von dem Lichte einer gewöhnlichen Kerze zu unterscheiden sein.

Weitlaner vergleicht die großen und breiten Funken, die er bei einem „Großfunken-Meeresleuchten" im Indik beobachtete, mit denen eines Rumkorffschen Funkeninduktors und erzählt, daß er bei der Ausfahrt seines Dampfers aus dem Hafen von Colombo, als er zufällig durch das Salonfenster hinausblickte, getäuscht durch das starke Seeleuchten, meinte, der Dampfer kehre wieder in den durch zahlreiche Schiffslichter beleuchteten Hafen zurück.

Genauere Lichtintensitätsbestimmungen verdanken wir Lode; er bediente sich des Bunsenschen Fettfleckphotometers, um die Lichtintensität von Leuchtbakterien zu bestimmen. Die gewonnenen Zahlen waren außerordentlich klein; die Lichtintensität betrug, bezogen auf 1 qmm der Kolonie, im günstigsten Falle 0,000 000 000 785 Hefnersche Lichteinheiten, so daß eine leuchtende Fläche von zirka 2000 qm nötig sein würde, um die Leuchtkraft einer Normalparaffinkerze durch Leuchtbakterien zu erzielen.

Steche untersuchte Leuchtorgane zweier Oberflächenfische aus dem malayischen Archipel. Durch photometrische Bestimmung (Vergleich mit einer Paraffinkerze, deren Intensität = $^4/_5$ einer Normal-Meter-Kerze war), ergab sich für die Intensität des Leuchtorganes eines *Photoblepharon* der Wert von 0,0024 M. K.

Auch das Spektrum des Organismenlichtes ist noch höchst unvollkommen untersucht.

Molisch, der zuletzt Leuchtbakterien daraufhin untersuchte, fand, daß die Spektra aller geprüften Pilze kontinuierlich, ohne dunkle Linien sind, und dasselbe gilt auch von den untersuchten Zooplanktonten, so nach Becquerel für das Licht von *Pyrosoma*, *Pelagia*. Bei dem *Bacillus lucifer* aus der Adria und Nordsee, einer Leuchtbakterie von großer Leuchtkraft, konnte Molisch auch Farben im Spektrum unterscheiden: Grün, Blau und etwas Violett. Es ist dies der erste Fall, daß im Spektrum des Lichtes einer Pflanze Farben gesehen wurden. Alle anderen Bakterien ließen wegen ihrer geringen Lichtintensität keine Farben erkennen. Das Spektrum der Leuchtbakterien weist eine größere Ausdehnung nach dem violetten Ende auf als das von höheren leuchtenden Pilzen; es dominieren in ihm neben den mehr zurücktretenden gelben und blauen die grünen

Digitized by Google

Strahlen. Dasselbe gilt auch von dem Spektrum des tierischen Lichtes; hier pflegt Grün beim Nachlassen des Lichtes zuletzt zu schwinden und tritt beim Wiedererscheinen zuerst wieder auf. Eine weite Ausdehnung zeigt nach Secchi das Spektrum von *Pyrosoma*, indem hier alle Spektralfarben mit Ausnahme des Violett im Spektrum auftreten, wobei das blaue und rote Ende jedoch sehr beschränkt sind. Monochromatisch erschien das Licht einer *Beroe* und von *Pelagia noctiluca* (blaßgrüner Streifen).

Endlich wäre zu bemerken, daß das Organismenlicht (Bakterienlicht) die photographische Platte in derselben Weise wie das Tageslicht affiziert und undurchsichtige Körper ebensowenig wie dieses zu durchdringen vermag.

* * *

Bei der weiten Verbreitung der organischen Luminiszenz unter den pelagischen Tieren und den Planktonten im speziellen ist der Gedanke nicht abzuweisen, daß dieser Erscheinung auch eine gewisse Bedeutung im Leben der Tiere zukommt.

Brandt hat wohl nicht Unrecht, wenn er die Lichterzeugung wie die Transparenz der Planktonten zunächst nur als eine Begleiterscheinung chemisch-physiologischer Prozesse auffaßt, die nur unter Umständen zur Erreichung gewisser Zwecke weiter ausgebildet wird. Wir haben gehört, daß das Leuchten im wesentlichen darauf beruht, daß organische, namentlich fettartige Substanzen bei Gegenwart von Alkalien sich mit aktivem Sauerstoff chemisch verbinden. Nun lagern bekanntlich viele Hochseeorganismen als Reservematerial zur Verringerung des spezifischen Gewichtes Fette in ihrem Körper ab. Das Licht, das von solchen Fettdepots ausgeht, ist demnach zunächst wohl nur eine Begleiterscheinung ohne ersichtlichen Nutzen.

Molisch ist ebenso wie Beijerinck der Ansicht, „daß die Lichtentwicklung der Bakterien eine Konsequenz ihres Stoffwechsels ist und daß ihr eine biologische Bedeutung nicht zukommt.“ Ganz dasselbe gilt wohl auch für alle leuchtenden Protozoen.

Anders und ungleich schwieriger liegen die Dinge, wenn wir nach dem Zweck des Leuchtens höher organisierter Planktonten fragen.

Hier soll das Leuchten dienen:

1. Als Abschreckungsmittel bei der Verfolgung oder auch zur Irreleitung der Feinde. Wenn, meint Giesbrecht, leuchtfähige Copepoden von einem Feinde verfolgt und durch diese Verfolgung zur Sekretion gereizt, den Leuchtstoff ausstoßen, so lenken sie die Aufmerksamkeit des Verfolgers auf den aufblitzenden Funken ab, während

Digitized by Google

sie selbst entfliehen. Auch bei Ostracoden soll das Leuchtsekret wie die Tinte der Cephalopoden wirken. „Die leuchtende Wolke, welche das Tier bei der Flucht hinter sich läßt, verhüllt es den Blicken seiner Verfolger" (Doflein). Da es sich aber hier nicht ausschließlich um Tiere der ewig finsteren Abyssalregion handelt, bleibt die Frage offen, wie sie sich am Tage vor ihren Feinden schützen.

2. Soll das Leuchten ganz allgemein die Orientierung im Raume, die Wahrnehmung von Beute und Feind erleichtern. Auch diese Annahme bezieht sich wie die folgenden nur auf das Tiefseeplankton.

3. Weiters soll das Licht nicht nur als „Schreckmittel" entsprechend den „Schreckfarben" vieler Tiere zum Abhalten der Organismen, sondern im Gegenteil als Lockmittel, zur Anlockung der Beute dienen. Wir werden später noch hören, daß die Planktonten auf Lichtreize stark reagieren, daß die sog. „positiv phototaktischen" Organismen der Lichtquelle zustreben.

4. Endlich dienen nach Brauer die Leuchtorgane bei höheren Tieren dazu, daß die Individuen der einzelnen Arten einander erkennen (Schwarmbildung) und daß das gegenseitige Auffinden der Geschlechter begünstigt wird. Die Verschiedenfarbigkeit des Lichtes der einzelnen Organe, die systematisch wichtige, für die einzelnen Gattungen und Arten oft sehr charakteristische Anordnung der Organe spricht sehr zugunsten dieser Annahme; es würde dann Zweck dieser Leuchtorgane sein, auf dem Körper des Tiefseetieres eine spezifische Färbung und Zeichnung hervorzurufen, und den phantasievollen Deutern der „Tierzeichnung" würde sich somit in der pelagischen Tiefenfauna ein völlig neues Feld für kühne Spekulationen eröffnen.

* * *

Wenn wir bedenken, daß das Meerleuchten auch tagsüber anhält, daß nicht wenigen Tieren des Benthos Leuchtvermögen zukommt, drängt sich uns die Frage auf, ob wir überhaupt die Luminiszenz als eine „Anpassungserscheinung" des Planktons ansehen dürfen. Wir glauben diese Frage in bejahendem Sinne beantworten zu dürfen. Schon Brandt hat, wie bereits früher erwähnt wurde, auf die Möglichkeit eines Zusammenhanges zwischen dem Leuchtvermögen und der Ansammlung von fettartigen Stoffen zur Erhöhung der Schwebefähigkeit hingewiesen, und nach Simroth scheint in ähnlicher Weise eine Relation zwischen Schwimmen und Leuchten speziell bei den Gastropoden zu bestehen; die vollkommenste Anpassung an die Hochsee bei *Phyllirrhoë* fällt mit der stärksten Leuchtkraft zusammen. Bei der pelagischen Tiefseefauna sehen wir, daß die bestimmte An-

Digitized by Google

ordnung der Leuchtorgane am Rumpfe auf die pelagischen Tiefenfische beschränkt ist und den Grundfischen durchaus fehlt.

Ja nicht nur die Organe der Lichtproduktion, auch die der Lichtperzeption zeigen in nicht wenigen Fällen Einrichtungen, die uns erst verständlich werden, wenn wir sie als Anpassungserscheinungen an die speziellen Lebensbedingungen im freien Wasser zu beurteilen vermögen.

Wollen wir diesbezüglich zunächst die zusammengesetzten Augen planktonischer Crustaceen näher betrachten, so bieten schon einige Vertreter der Cladoceren aus dem Süßwasser zunächst, dann aber auch solche aus dem Meere, nämlich die Gattungen *Daphnia*, *Polyphemus*, *Bythotrephes*, *Leptodora*, sowie *Podon* und *Evadne*, einige interessante Verhältnisse dar.

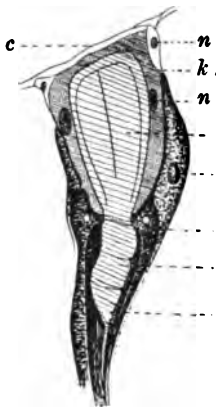


Fig. 203. Facettenglied aus dem Ventralauge von *Polyphemus pediculus de Geer*. (Nach Miltz.)

c Cornea; *n c* Kerne der Corneazellen; *k z* Kegelzellen; *n k* Kerne der Kegelzellen; *k k* Kristallkörper; *n stz* Kerne der Stützzellen; *n r* Kerne der Retinulazellen; *r h* Rhabdom, *r* Retinulazellen.

Das große, unpaare Facettenauge der Cladoceren setzt sich bekanntlich aus einer beträchtlichen Anzahl von Einzelaugen zusammen, die wir mit Exner „Facettenglieder" nennen wollen. An einem solchen Einzelauge (Fig. 203) können wir der Hauptsache nach unterscheiden: eine Cornea (*c*), darunter den stark lichtbrechenden Kristallkörper (*kk*), der als dioptrischer Apparat fungiert; auf diesen folgt als perzipierender Apparat das seiner ganzen Länge nach von stark pigmentierten Zellen umhüllte Rhabdom (*rh*) mit noch größerem Lichtbrechungsvermögen. Das Rhabdom und die dasselbe abscheidenden Zellen je eines Facettengliedes wollen wir mit Grenacher Retinula, die Retinulae aller Facettenglieder zusammen Retina nennen. In die Retinulazellen endigen die aus dem Ganglion durch die gefensterte Membran eintretenden Nervenfasern.

Ausgehend von dem Facettenauge der *Daphnia* (Fig. 204a) mit seinen von einem Punkte ausstrahlenden Facettengliedern, mit seinen kurzen, dicken Kristallkegeln und Rhabdomen und seiner bis fast an die Oberfläche des Auges reichenden Pigmentierung können wir bei den Polyphemiden nach Miltz allmählich eine Verlängerung einer Gruppe von Facettengliedern wahrnehmen, zugleich auch eine Streckung der Kristallkegel und Rhabdome und ein kontinuierliches Zurückweichen des Pigmentes in den Bereich der Retina (retinopigmentäres

Digitized by Google

Auge). So sehen wir schon am unpaaren Auge von *Polyphemus* (Fig. 204 b) eine histologische Scheidung eines frontalen Abschnittes von einem ventralen Teile mit ursprünglicheren Merkmalen eintreten: wir sprechen von einem Frontauge (*F*) und einem Ventralauge (*V*). Zu

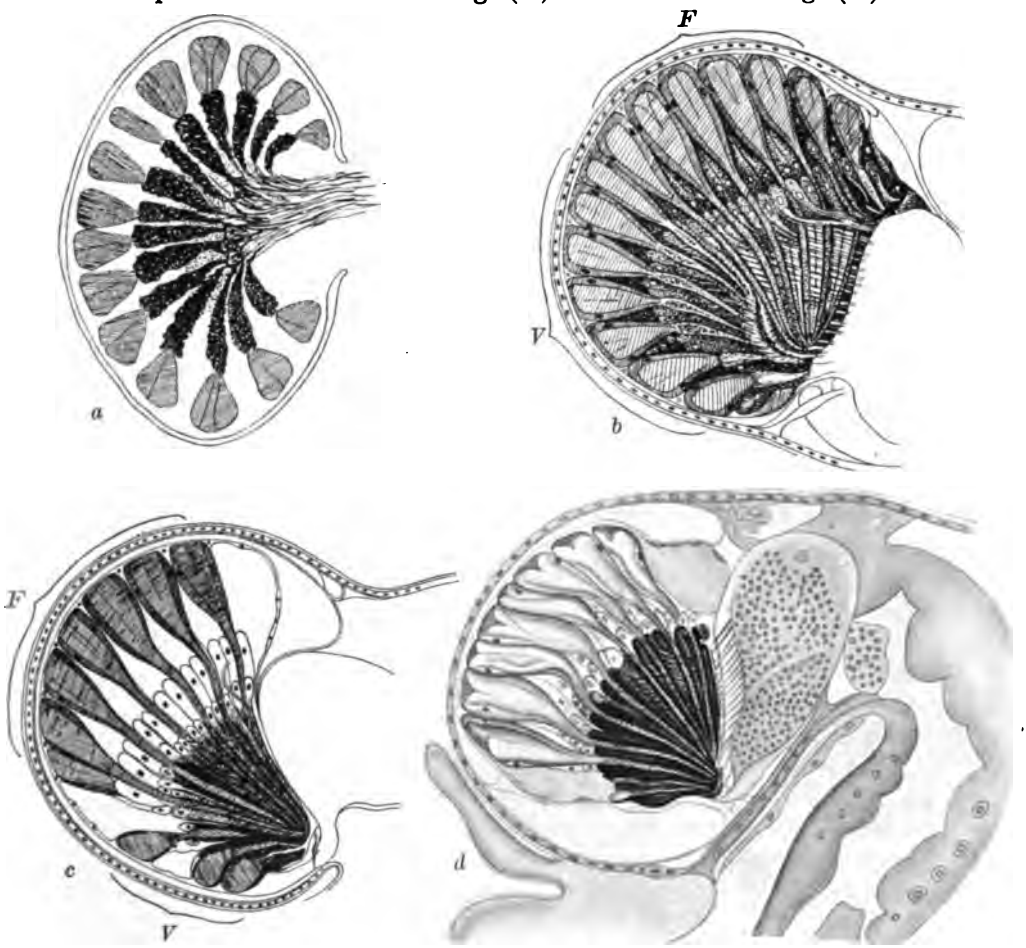


Fig. 204. Facettenaugen der Cladoceren. (a nach Carrière, die anderen nach Miltz.)
a von *Simocephalus sp*; *b* von *Polyphemus pediculus de Geer*; *c* von *Podon intermedius Lilljeb.*; *d* von *Evadne nordmanni Lovén*; *F* Frontauge; *V* Ventralauge.

größerer Vollkommenheit ist das Frontauge bei *Podon* (Fig. 204 c) gelangt, und bei *Evadne* (Fig. 204 d) endlich ist die Rückbildung des Ventralauges auf Kosten des Frontauges noch weiter vorgeschritten.

Bei *Leptodora*, die mit den Polyphemiden nicht näher verwandt

Digitized by Google

ist[1]), handelt es sich um eine Vermehrung der Facettenglieder, bei *Bythotrephes* tritt außerdem die erwähnte Scheidung in ein Front- und Ventralauge ein, und zwar in extremster Weise. Wie Ekman nachwies, zeigen die nordischen Varietäten dieser Art eine kräftigere Ausbreitung des Pigmentes als ihre südlicheren Verwandten und kommen darin dem *Polyphemus* näher, als es die südlichen tun, d. h. die nordischen Formen behaupten eine ursprünglichere Entwicklungsstufe.

Wie haben wir uns nun diese Veränderungen des Cladoceren-Auges physiologisch und biologisch zu erklären?

Sowohl durch die einfache Vermehrung der Facettenglieder wie durch die Streckung derselben im Frontalauge wird vor allem eine Steigerung der Helligkeit des Netzhautbildes erzielt, durch das Herabrücken des Pigmentes aber werden die Zerstreuungskreise noch mehr vergrößert.

„Alles in allem betrachtet, zeigt sich, daß die am meisten in die Augen fallenden Umbildungen des Daphnidenauges entschieden eine Vervollkommnung desselben, eine Steigerung seiner Leistungsfähigkeit bedeuten. Durch die Verlängerung der Facettenglieder, durch die Änderung ihrer Anordnung und durch das Zurückweichen des Pigmentes ist das Netzhautbild der Polyphemiden ein vollständigeres und auch schärferes geworden, seine Helligkeit ist außerordentlich erhöht und die Fähigkeit des Auges, Bewegungen wahrzunehmen und Entfernungen zu schätzen, hat bedeutend zugenommen“ (Miltz).

Die Möglichkeit, Bewegungen wahrzunehmen, ist aber für die Polyphemiden mit ihrem größtenteils räuberischen Nahrungserwerb ohne Zweifel von größerer Bedeutung als für die Daphniden, die dem Vegetarianismus huldigen.

Auch sind die Polyphemiden nach Chun und Miltz auf tiefere[2]) Gewässer angewiesen, in denen sie unter Umständen wenigstens die wenig belichteten Regionen nach Beute absuchen müssen, wozu eine Helligkeitssteigerung des Netzhautbildes und damit eine größere Lichtempfindlichkeit des Auges erforderlich ist.

1) Über die Verwandtschaft der Cladoceren vgl. die Ansichten von Wesenberg-Lund (1904).

2) *Polyphemus* selbst sowie *Bythotrephes* leben allerdings in ihrer ursprünglichen nordischen Heimat in recht kleinen Tümpeln (Levander, Ekman u. a.). Für Ekman ist daher das Tiefenleben der beiden Gattungen eine sekundäre Erwerbung und die Umbildung der Augen ausschließlich aus der Raubnatur der Tiere herzuleiten, die aber von anderen Autoren (Langhans, Int. Revue 1909, S. 288) angezweifelt wird. Die neuesten Ergebnisse der Cladocerenforschung sind jedenfalls der hier vorgetragenen Chun-Miltzschen Hypothese nicht günstig.

Digitized by Google

Wir hätten demnach die Umbildung der Augen als eine Anpassung an die räuberische Lebensweise in einem im Vergleich zum

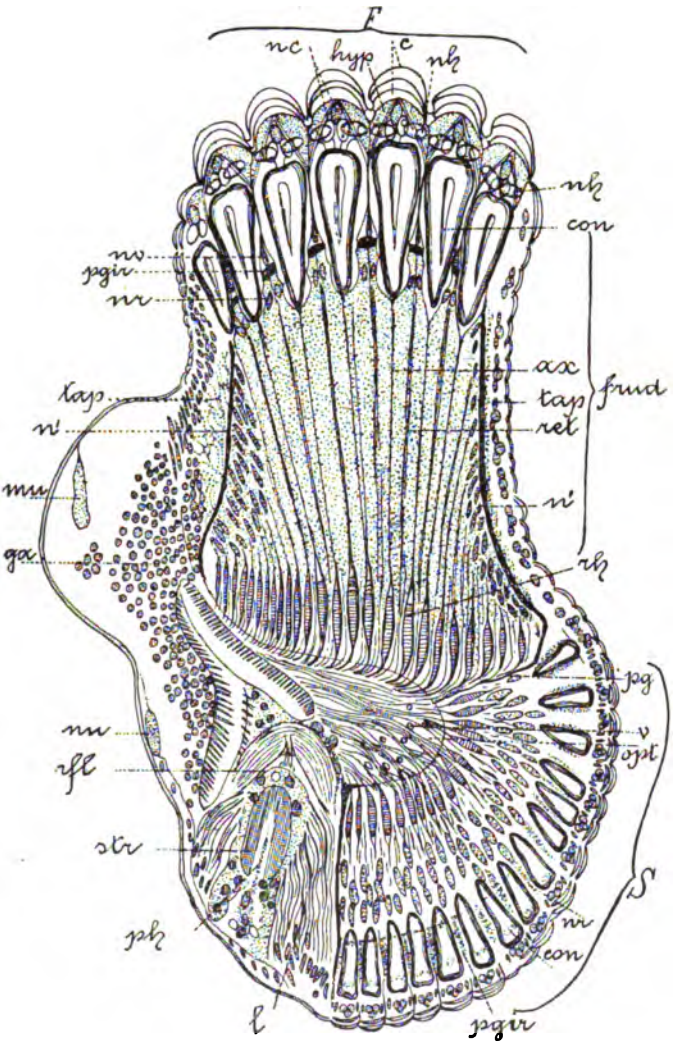


Fig. 205. Horizontalschnitt durch das Auge von *Stylocheiron mastigophorum Ch.* (Nach Chun.)

F **Frontauge**; *S* **Seitenauge**; *ax* **Achsenfäden**; *c* **Cornea**; *con* **Krystallkegel**; *frud* **Rudimentäre Seitenfacetten des Frontauges**; *ga* **Ganglienzellen**; *hyp* **Corneabildungszellen (Hypodermiszellen)**; *l* **Lamellen des Leuchtorganes**; *mu* **Augenmuskeln**; *nc* **Sempersche Kerne (Kerne der Krystallzellen und Füllzellen)**; *nh* **Kerne der Hypodermiszellen**; *nr* **Retinakerne**; *n'* **Kerne der zu den rudimentären Facetten gehörigen Retinulazellen**; *nv* **Kerne der Irispigmentzellen**; *opt* **Opticusfasern**; *pgir* **Irispigment**; *ph* **Leuchtorgan**; *ret* **Retinula**; *rfl* **Reflektor des Leuchtorganes**; *str* **Streifenkörper**; *v* **Capillargefäße.**

Digitized by Google

Litorale individuenärmeren Lebensbezirk und an den Aufenthalt in tieferen Wasserschichten anzusehen.

Interessant und genauerer Prüfung wert ist die Beobachtung Wolterecks, daß bei Cladoceren die zunehmende Höhenlage des Wohnortes pigment- und linsenvermehrend auf den Augenapparat wirken soll (Brehm).

Wenn wir nun in der Reihe planktonischer Crustaceen Umschau halten nach ähnlichen besonders angepaßten Augenformen, so werden wir zunächst unter den planktonischen Amphipoden gleichfalls einer Zweiteilung des Facettenauges in ein Front- und (wie wir hier sagen wollen) in ein Seitenauge mit proximal zurückgeschobenem Pigment (also wieder retinopigmentäre Augen!) gar nicht selten begegnen und werden mit Chun auch hier allein aus dem Augenbau auf einen andauernden Aufenthalt dieser Tiere in tieferen Wasserschichten schließen dürfen.

In instruktiver Weise sehen wir weiters bei den Schizopoden die allmähliche Umbildung des einfachen Kugelauges der *Euphausia pellucida* zu dem teleskopartig ausgezogenen Doppelauge von *Stylocheiron mastigophorum*[1]) durchgeführt, das Chun mit Recht „als das in morphologischer wie physiologischer Hinsicht bemerkenswerteste Stielauge aller Arthropoden" in Anspruch nimmt (Fig. 205). Die gewaltige Ausbildung der Facettenglieder des Frontauges und nicht minder der Mangel eines Retinapigmentes charakterisieren das Auge als typisches „Dunkelauge", wie es für ein Leben in den Tiefen des Ozeans erforderlich ist. Während dabei das Frontauge Gegenstände sieht, welche von den Lichtkegeln der dem Individuum zukommenden Leuchtorgane nicht betroffen werden, nimmt das Seitenauge die von den Leuchtorganen belichteten Objekte wahr und ist für die Wahrnehmung nicht verzerrter und detaillierter Bilder am günstigsten gestellt. Das Frontauge wird, falls die in seinen Gesichtskreis gelangenden Organismen nicht phosphoreszieren, im allgemeinen nur schattenhaft verschwommene Umrisse wahrnehmen.

Die Pigmentzellen fanden wir bisher nur an der Basis der Facettenglieder angeordnet und sprachen daher von retinopigmentären Augen. Bei den Tiefsee-Schizopoden ist das Pigment nur distal an den Kristallkegeln vorhanden, und wir sprechen daher mit Exner solche Augen als iridopigmentäre an.

Exner verdanken wir die interessante Entdeckung der Pigmentwanderung im Licht- und Dunkelauge; er weist darauf hin, daß bei

1) Nach Hansen syn. mit. *St. suhmi* G. O. Sars.

Digitized by Google

allen Arthropoden, welche mittels Superpositionsbild im Hellen und Dunkeln sehen, Verschiebungen des Iris- und Retinapigmentes stattfinden, und zwar wandert bei der Belichtung das Irispigment nach hinten (in proximaler Richtung), während das Retinapigment aufsteigt und die vorderen Enden der Rhabdome umscheidet. Die Folge ist, daß ein großer Teil der einfallenden Strahlen im grellbelichteten Auge absorbiert wird, während sie umgekehrt im Dunkelauge ungehindert die Retina durchsetzen. Wenn wir uns nun an der Hand der Exnerschen Ergebnisse die Bedingungen versinnlichen, unter denen planktonische Organismen ihre Lebensarbeit verrichten, werden wir von vornherein erwarten, daß Pigmentverschiebungen nur solchen zukommen, welche an der Oberfläche leben oder doch zeitweilig in die oberen Wasserschichten emporsteigen, daß hingegen bei allen echten Tiefenbewohnern Pigmentverschiebungen in Wegfall gekommen sind, resp. daß die Pigmentverteilung in der für das Dunkelauge charakteristischen Anordnung durchgeführt ist. Und das ist, wie Chun gezeigt hat, u. a. gerade bei den schon erwähnten *Stylocheiron*-Arten durchaus der Fall. Das Retinapigment ist, wie schon erwähnt, als für Tiefseeorganismen funktionell belanglos in Wegfall gekommen, und das Irispigment zeigt konstant Dunkelstellung. Die Tiere sind „tagblind" und werden schon aus diesem Grunde die belichteten oberen Wasserschichten meiden. Umgekehrt werden wir aus dem Vorhandensein von Retinapigment in der Umgebung der Rhabdome und längs der Sehnervenäste bei einigen Euphausien auf wenigstens gelegentliches Vorkommen dieser Kruster in belichteten Regionen schließen können. Wir erkennen somit, „daß die biologische Eigenart pelagischer Crustaceen ihren getreuen Spiegel im feineren Bau des Auges findet" (Chun).

Auch die Augen der Sergestiden stimmen insofern mit denen der Tiefsee-Schizopoden überein, als die nach oben respektive schräg nach vorn gekehrte Facettenregion durch eine auffällige Verlängerung ihrer Facettenglieder sich auszeichnet, doch ist bei ihnen nur das Retinapigment vorhanden: sie besitzen retinopigmentäre Augen.

Wir sehen, um kurz das Wichtigste zu wiederholen, bei allen eben besprochenen planktonischen Crustaceen die ausgesprochene Tendenz, mit dem Vordringen in die abyssale Region den Augenapparat durch Ausbildung eines Frontauges in typischer Weise den Lebensverhältnissen anzupassen. „Die pelagischen Crustaceen mit ihren auffällig großen und abnorm gestalteten Augen sind räuberische Formen, welche meist von durchsichtigen, schwer wahrnehmbaren, aber beweglichen, kleineren Krustern (Copepoden, Ostracoden, Daphniden) sich

Digitized by Google

nähren und in ihren Frontalaugen ein unübertreffliches Organ zur Wahrnehmung von Bewegungen aufweisen. In negativem Sinne tritt bei auffällig wenigen pelagischen Crustaceen eine Verkümmerung des Auges durch Anpassung an den Aufenthalt in der Tiefe ein (Scinidien, Mimonectiden, Halocypriden). Der Grund zu der relativ seltenen Verkümmerung der Augen bei pelagischen Organismen mag wohl wesentlich darin liegen, daß alle Arten — auch die blinden — gelegentlich in belichtete Regionen, ja selbst bis an die Oberfläche geraten."

Fig. 206. Tintenfisch aus der Familie der *Cranchiaden* mit Stielaugen. (Nach Chun.)

Zugunsten der hier vorgetragenen Chunschen Ansichten spricht jedenfalls die Tatsache, daß kein Tiefseekrebs, der auf dem Grunde des Ozeans seine Lebensarbeit verrichtet, auf der Dorsalfläche des Augenstieles verlängerte Facettenglieder oder gar ein in Front- und Seitenauge geteiltes Facettenauge besitzt. Offenbar sind für ihren weniger schwierigen Nahrungserwerb auch weniger gut sehende Augen vollkommen ausreichend.

Eine weitere Stütze erhält die Annahme einer direkten Anpassung der Augen pelagischer Tiere an das Leben in höheren oder tieferen Wasserschichten durch die Auffindung ähnlich gestalteter „Teleskopaugen" unter den Tintenfischen (Fig. 206) und Knochenfischen der Tiefsee. Auch darüber verdanken wir dem Leiter der Valdivia-Expedition die ersten bestimmteren Angaben.

Wir möchten hier nur kurz auf die monströsen Teleskopaugen einiger Oktopoden, *Amphitretus* (Fig. 207) und *Vampyroteuthis* aufmerksam machen.

Die von einer Iris (*iris*) eingefaßte Linse ist auffallend groß, ebenso ihr Epithelkörper (*c epith*). Die kegelförmige Verlängerung des Bulbus ist auf Rechnung einer ungewöhnlichen Verlängerung des nicht von der dicken Retina (*ret*) bedeckten Pigmentepithels (*ep pg*) zu setzen. Relativ mächtig entwickelt ist auch das Ganglion opticum (*g opt*).

Da die Cephalopoden, wie Beer nachgewiesen hat, durch Änderung des Linsenabstandes von der Retina auf nahe und weite Entfernungen akkomodieren, vermutet Chun, „daß es sich bei den mit verlängerten Augen ausgestatteten Formen, deren Linse in weitem Abstande von der Retina gelegen ist, um hochgradig kurzsichtige Tiere handelt. Daß hiermit eine sinnfällige Anpassung an den Aufent-

Digitized by Google

halt in unbelichteten Tiefen gegeben ist, liegt auf der Hand. Die Tiere dürften schwerlich Gegenstände sehen, welche außerhalb des Bereiches der durch Leuchtorgane erhellten Zone liegen. Innerhalb derselben werden sie freilich dicht vor dem Auge befindliche Objekte mit einer Schärfe wahrnehmen, für die uns einstweilen noch der Maßstab fehlt."

Ähnlich wie bei den früher erwähnten planktonischen Tiefseekrebsen läßt sich auch an allen bathypelagischen Cephalopoden ausgesprochene Dunkelstellung des Pigmentes erkennen. Wenn bei einigen Jugendformen sich noch Pigmenteinlagerungen in der Stäbchenschicht des Auges erkennen lassen, können wir schließen, daß dieselben der Oberfläche näher leben als die geschlechtsreifen Stadien.

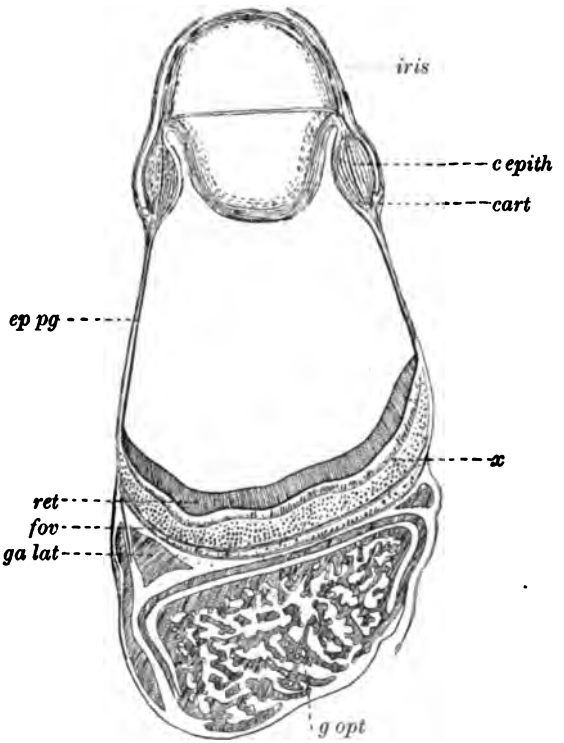


Fig. 207.
Längsschnitt durch das Auge von *Amphitretus*.
(Nach Chun.)
iris Iris; *c epith* Epithelkörper der Linse; *cart* Knorpel; *ep pg* Pigmentepithel; *ret* Retina; *fov* Fovea an der Außenfläche des Bulbus; *x* Stelle, in deren Nähe die zweite Fovea auftritt; *ga lat* Seitenganglion (weißer Körper); *g opt* Augenganglion.

An diese schönen Befunde Chuns reihen sich die nicht minder interessanten Untersuchungen Brauers über die Augen der pelagischen Tiefseefische. „In allen Augen der jungen Fische nämlich befindet sich das Pigment in Lichtstellung, bei allen erwachsenen Tieren dagegen in Dunkelstellung. Daraus ist zu schließen, daß die untersuchten Fische ihre Entwicklung in den oberen belichteten Meeresschichten durchmachen, später erst die dunklen Regionen aufsuchen."

Wenn wir einen Sagittalschnitt durch das extrem ausgebildete Teleskopauge eines pelagischen Tiefseefisches (Fig. 208) betrachten,

Digitized by Google

werden wir in der Anordnung Verhältnisse vorfinden, die sich mit dem Teleskopauge der Tintenfische vergleichen lassen. Dicht unter der stark gewölbten Cornea (*co*) liegt eine große Linse, wiederum in weitem Abstande von der Netzhaut, was auch hier einen Rückschluß auf eine hochgradige Kurzsichtigkeit zu gestatten scheint. Der seitliche Eintritt des Sehnerven (*o*), durch den von der Retina eine Nebenretina (*rr*) abgespalten wird, ist uns ein Fingerzeig, daß die Umbildung des ursprünglichen Kugelauges in der Regel wenigstens nicht einfach durch eine Streckung des Auges in der Hauptachse erfolgt, sondern daß nach Brauer eine komplizierte Verschiebung der inneren Teile des Auges vor sich gehen muß. Nach Franz ist das Teleskopauge nicht röhrenförmig „ausgezogen", sondern vielmehr röhrenförmig „verengt".

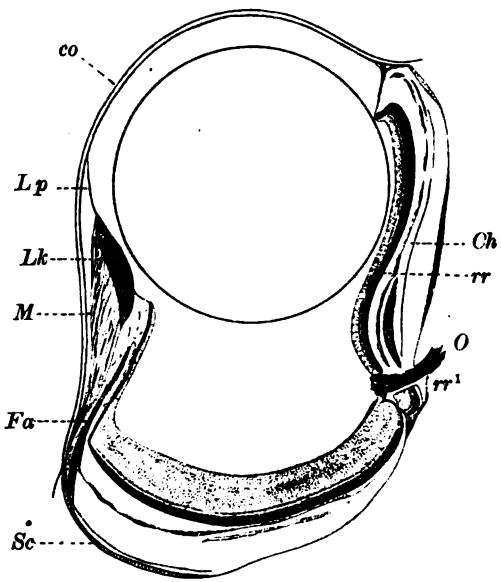


Fig. 208. Sagittalschnitt durch das ausgebildete Auge von *Dissomma anale Br.* (Nach Brauer.) *co* Cornea; *Lp* Ligamentum pectinatum; *Lk* Linsenkissen; *M* glatter Muskel; *Fa* Fasern der Argentea; *Sc* Sclera; *Ch* Chorioidea; *rr* Nebenretina; *O* Opticus; *rr*¹ abgeschnürtes Stück der Nebenretina.

Weiters fällt am Ventralrand der weiten Pupille eine ovale Verdickung, das Linsenkissen (*Lk*) auf, an das sich Muskelfasern (*M*) ansetzen. Bei der Kontraktion der letzteren wird das Linsenkissen, auf dem die Kugellinse ruht, nach abwärts gezogen und die Linse der Hauptnetzhaut genähert. Brauer schließt daraus, „daß die Augen dieser Tiefseefische ebensogut auf verschiedene Entfernungen einstellen können wie die der Oberflächenfische".

Die Bedeutung der Eigentümlichkeiten des Teleskopauges scheint ihm in erster Linie darin zu liegen, daß von dem geringen Lichte, welches in der Tiefsee vorhanden ist und allein oder fast allein von leuchtenden Organismen erzeugt wird, möglichst viel vom Auge aufgenommen werden kann. Dazu dient die große Linse und die weite Pupille, und infolge der großen Tiefe des Auges werden die Zerstreuungskreise und damit die Zahl der erregten Punkte der Retina

Digitized by Google

größer sein müssen als bei geringem Abstande zwischen Retina und Linse. Das binoculäre Sehen dürfte weiter eine bessere Abschätzung der Entfernungen ermöglichen.

Welche Bedeutung den Teleskopaugen in phylogenetischer Hinsicht zukommt, läßt eine wertvolle Beobachtung Lo Biancos ahnen. Dieser unermüdliche Erforscher der Mittelmeerfauna entdeckte kürzlich die in mittleren Meeresschichten schwebenden Eier des bekannten abyssalen Bandfisches *Trachypterus taenia*. Bei den Embryonen dieses Fisches kommt es vorübergehend während der Entwicklung in den planktonischen Eiern zur Ausbildung von mächtigen Stielaugen, die aber, noch bevor die Larve ausgeschlüpft ist, wieder rückgebildet werden.

Lo Bianco vermutet daher, daß (nach dem biogenetischen Grundgesetz) den Stielaugen ein phyletischer Wert zukommt. Nun müßte allerdings gerade *Trachypterus*, der am ganzen Körper silberglänzend ist, nach der Hypothese von Kapelkin zu jenen erst vor kurzem in die Tiefe gewanderten Fischen gezählt werden, die noch nicht Zeit gefunden haben, „den ihnen unnötig gewordenen Silberglanz zu verlieren". Die Funde von Brauer und Lo Bianco lassen jedenfalls erwarten, daß die Zahl der mit Augenstielen versehenen planktonischen Jungfische größer ist, als man glauben würde.

Die Tatsache, daß Teleskopaugen bei pelagischen Tiefseeformen aus den verschiedensten Tiergruppen anzutreffen sind, spricht dafür, daß wir es hier mit einer interessanten Konvergenzerscheinung zu tun haben, und Chun ist wohl in vollem Rechte, wenn er als ein wesentliches Ergebnis seiner Untersuchungen den Satz aufstellt, „daß die Gestaltung des Auges und die Verteilung des Pigmentes einen getreuen Spiegel für die biologische Eigenart pelagischer Organismen abgeben, und daß ... der direkt umformende Einfluß veränderter Existenzbedingungen, wie ihn Lamarck als treibendes Motiv für die Artumwandlung in Anspruch nimmt, sich an wenigen Organsystemen in ähnlich instruktiver Weise veranschaulichen und dem Verständnis näher bringen läßt als an den Sehorganen".

Literatur.

1. Agassiz, A. Embryology of the Ctenophorae. Mem. Americ. Acad. Bd. 10. 1874.
2. Allman, G. J. Note on the Phosphorescence of Beroe. Proc. Roy. Soc. Edinbg. Bd. 4. 1862.
3. Apstein, C. Tierleben der Hochsee. Kiel-Leipzig-Tsingtau, Lipsius u. Tischer, 1905.
4. Boguslawski, G. (s. unter Krümmel, p. 17 Nr. 10).

Digitized by Google

5. Brandt, K. (s. p. 46 Nr. 7).
6. Brauer, A. Ü. d. Bau d. Augen einiger Tiefseefische. Verh. d. d. zool. Ges. 1902.
7. Brauer, A. Ü. d. Leuchtorgane der Knochenfische. Verh. d. d. zool. Ges. 1904.
8. Brauer, A. Tiefseefische II. Wissensch. Erg. d. d. Tiefsee-Exp. Bd. 15. 1908.
9. Brehm, V. Die biologische Süßwasserstation zu Lunz, N. Ö. Arch. f. Hydrobiologie. Bd. 2. 1907.
10. Bütschli, O. Protozoa in Bronn, Klassen u. Ordgn. d. Tierreichs. Bd. 1. 1880—1889.
11. Chun, C. (s. p. 273 Nr. 6).
12. Chun, C. (s. p. 161 Nr. 17).
13. Chun, C. (s. p. 17 Nr. 4).
14. Chun, C. Über Leuchtorgane u. Augen von Tiefsee-Cephalopoden. Verh. d. d. d. zool. Ges. 1903.
15. Dahl, Fr. Über d. horiz. u. vertik. Verbreitung d. Copep. im Ozean. Verh. d. d. zool. Ges. 1894.
16. Dittrich, R. (s. p. 101 Nr. 2).
17. Doflein, Fr. Über Leuchtorgane bei Meerestieren. Sitzb. Ges. Morph. Physiol. München 1906.
18. Ehrenberg, C. G. Ü. e. neuen, das Leuchten d. Ostsee bedingenden lebenden Körper. Poggendorf Ann. Physik. Bd. 23. 1831.
19. Ehrenberg, C. G. Leuchten des Meeres. Abh. Kgl. Akad. Wiss. Berlin 1834.
20. Ehrenberg, C. G. Ü. d. Leuchten u. über neue mikrosk. Leuchttiere des Mittelmeeres. Monatsb. Kgl. Akad. Wiss. Berlin 1859.
21. Ehrenberg, C. G. Die das Funkeln u. Aufblitzen d. Mittelmeeres bewirkenden unsichtbaren kleinen Lebensformen. Bericht Ges. naturf. Freunde. Berlin 1873.
22. Ekman, S. (s. p. 17 Nr. 7).
23. Exner, S. Die Physiologie d. facettierten Augen. Leipzig-Wien, 1891.
24. Fischer, B. (s. p. 120 Nr. 14).
25. Franz, V. Bau d. Eulenauges u. Theorie d. Teleskopauges. Biol. Cbl. Bd. 27. 1907.
26. Giesbrecht, W. Mitteilungen ü. Copepoden. 7—9. Mitt. zool. St. Neapel. Bd. 11. 1895.
27. Giesbrecht, W. Ü. d. Sitz d. Lichtentwicklung in d. Photosphaerien d. Euphausiiden. Zool. Anz. Bd. 19. 1896.
28. Greef, R. Ü. d. pelagische Fauna a. d Küsten d. Guinea-Inseln. Z. f. wiss. Zool. Bd. 42. 1885.
29. Grube, A. E. Ein Ausflug nach Triest u. d. Quarnero. Berlin 1861.
30. Hansen, H. J. The crustacea of the genera Petalidium a. Sergestes from the Challenger, with an account of luminous organs in Sergestes challengeri. Proc. zool. soc. London 1903.
31. Hansen, H. J. Preliminary report on the Schizopoda collected by H. S. H. Prince Albert of Monaco. . . . Bull. Mus. océanogr. Monaco Nr. 33. 1905.
32. Herdman, W. A. Phosphorescence phenomenon in the Indian Ocean. Rep. seventy-third meating of Brit. Assoc. 1903. London 1904.
33. Illig, G. Das Leuchten d. Gnathophausien. Zool. Anz. Bd. 28. 1905.
34. Joubin, L. (s. p. 290 Nr. 20).

Digitized by Google

35. Kapelkin, W. (s. p. 290 Nr. 21).
36. Keferstein, W. Weichtiere (Malacozoa) in Bronn, Kl. u. Ordgn. Bd. 3. 1862—66.
37. Keller, C. (s. p. 47 Nr. 23).
38. Kerville, H. Gadeau, de. Die leuchtenden Tiere u. Pflanzen. Deutsch v. W. Marshall. Leipzig, Weber, 1893.
39. Kiernik, E. Über einige bisher unbekannte leuchtende Tiere. Zool Anz. Bd. 33. Nr. 11. 1908.
40. Levander, K. M. Z. K. d. Lebens in den stehenden Kleingewässern auf d. Skäreninseln. Acta Soc. Fauna Flora fennica. Bd. 18. 1900.
41. Lo Bianco, S. (s. p. 237 Nr. 13).
42. Lo Bianco, S. Uova e larve di Trachypterus taenia Bl. Mitt. zool. St. Neapel. Bd. 19. 1908.
43. Lode, A. Versuche, die optische Lichtintensität bei Leuchtbakterien zu bestimmen. Cbl. f. Bakteriologie I. Bd. 35. 1904.
44. Lüders, L. Gigantocypris agassizi (Müller). Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 92. 1909.
45. Mac Intosh, W. C. Photogenic marine animals. Zoologist. Bd. 10. 1906.
46. Meyer, W. T. Ü. d. Leuchtorgane d. Sepiolini. Zool. Anz. Bd. 30. 1906.
47. Miltz, O. Das Auge d. Polyphemiden. Zoologica H. 28. 1899.
48. Molisch, H. (s. p. 290 Nr. 29).
49. Müller, G. W. Ostracoden. Fauna u. Flora. Neapel. Jahrg. 13. Monogr. 21. 1894.
50. Müller, G. W. Neue Cypridiniden. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 5. 1891.
51. Panceri, P. Du siège du mouvement lumineux dans les Méduses. Ann. Sc. nat. Zool. Serie 5. Bd. 16. 1872.
52. Panceri, P. Organes lumineux et éclat des Pyrosomes. Annal. Sc. nat. Zool. Serie 5. Bd 16. 1872.
53. Panceri, P. Sur la lumière qui jaillit des cellules nerveuses du Phyllirhoë bucephala. Ann. Sc. nat. Zool. Serie 5. Bd. 16. 1872.
54. Panceri, P. Des Organes lumineux et de la lumière des Béroïdiens. Ann. Sc. nat. Zool. Serie 5. Bd. 16. 1872.
55. Plate, L. Pyrodinium bahamense n. g. n. sp. Arch. Protistenk. Bd. 7. 1906.
56. Pütter, A. Leuchtende Organismen. Z. f. allg. Physiologie. Bd. 5. 1905.
57. Quatrefages, A. de. Observations sur les Noctiluques. Ann. Sc. nat. Zool. Serie 3. Bd. 14. 1850.
58. Radziszewski, B. Ü. d. Phosphoreszenz d. organ. u. organisierten Körper. Liebigs Annal. d. Chemie. Bd. 203. 1880.
59. Reibisch, J. Anneliden. Nord. Plankton. 3. Lfrg. X. 1905.
60. Reinke, J. Über das Leuchten von Ceratium tripos. Wiss. Meeresunters. N. F. Bd. 3. Kiel 1898.
61. Sars, G. O. Schizopoda. Report of the Challenger. Bd. 13. 1885.
62. Schleiden, M. J. (s. p. 72 Nr. 39).
63. Seeliger, O. (s. p. 228 Nr. 59).
64. Semon, R. Im australischen Busch. Leipzig, W. Engelmann, 1896.
65. Simroth, H. (s. p. 228 Nr. 61).
66. Steche, (O.) (s. p. 163 Nr. 66).
67. Trojan, E. Neuere Arbeiten ü. d. Leuchtorgane d. Fische. Zool. Cbl. Bd. 13 1906

Digitized by Google

68. Trojan, E. Zur Lichtentwicklung in den Photosphaerien der Euphausien. Arch. mikr. Anatomie. Bd. 70. 1907.
69. Vallentin, R. a. Cunningham, J. T. The photosphaeria of Nyctiphanes norwegica. Quart. Journ. Microsc. Sc. Bd. 28. 1888.
70. Vanhöffen, E. (s. p. 274 Nr. 47).
71. Vanhöffen, E. (s p. 187 Nr. 22).
72. Watanabe, H. The phosphorescence of Cypridina hilgendorfi. Annot. zool. japon. Bd. 1. 1897.
73. Weitlaner, F. Tagebuchnotizen eines Schiffsarztes ü. d. Meeresleuchten. Verh. zool. bot. Ges. Wien. Bd. 52. 1902.
74. Woltereck, R. Mitteilungen ü. Hyperiden d. Valdivia, Gauß u. d. schwed. Südpolarexp. Zool. Anz. Bd. 29. 1906.
75. Zacharias, O. Beobachtungen ü. d. Leuchtvermögen von Ceratium tripos. Biol. Cbl. Bd. 25. 1905.

Digitized by Google

Kapitel V.

Die biologische Schichtung des Planktons.

1. Die vertikale Verteilung und vertikale Wanderung des Limnoplanktons.

Schon bei oberflächlicher Betrachtung des lebenden Planktons im Sammelglase werden wir gewöhnlich bemerken können, daß es nicht gleichmäßig darin verteilt ist, sondern daß sich die Hauptmasse des Planktons an der Oberfläche, in anderen Fällen am Grunde des Glases ansammelt, oder aber der Fang sondert sich in zwei Gruppen, von denen die eine sich an der Oberfläche aufhält, die andere auf dem Boden verweilt. Ein gleiches Verhalten zeigt auch zuweilen die freischwimmende Organismenwelt kleinerer Wasseransammlungen in augenfälliger Weise. So überdeckt z. B. die bekannte *Euglena viridis* nicht selten die Oberfläche von Regenlachen mit einem grünen Schleier, während ein im istrianischen Karst, wie es scheint, nicht seltener Copepode, *Diaptomus intermedius*, vor Jahren von mir in der Tiefe einer Zisterne gefangen wurde; in den obersten Wasserschichten lebten lediglich einige Cyclopiden und Cladoceren.

Wenn bisher in einigen Teichen, z. B. im Moritzburger Großteich bei Dresden eine ähnliche zonare Verteilung des Planktons nicht nachgewiesen werden konnte, ist dies jedenfalls nur eine Folge der in flachen Gewässern schwierigeren Untersuchung; in allen tieferen Seen ist sie eine längst bekannte, oft und eingehend beschriebene Erscheinung. Es hat sich gezeigt, daß für die Schichtenfolge des Planktons weder in quantitativer noch in qualitativer Hinsicht ein allgemein gültiges Schema aufgestellt werden kann, wohl aber lassen sich die Seen diesbezüglich gut in zwei Gruppen einordnen. Als Typus der ersten Gruppe mögen die Seen der norddeutschen Ebene gelten, als Typus der zweiten die Alpenseen zum Vergleich herangezogen werden.

Vergleichen wir z. B. die Planktonquantitäten der obersten 10 m Schicht des Plöner Sees mit denen zweier Alpenseen, so erhalten wir nach den Untersuchungen von Apstein, Fuhrmann und Keißler folgende Zahlen:

Digitized by Google

	Plöner See (Norddeutschland)	Lunzer See (Nieder-Österreich)	Neuenburger See (Schweiz)
0,2 m	76 ccm	6,1 ccm	fast 0 ccm
2—5 m	15,2 „	44,1 „	2,8 „
5—10 m	15,2 „	56,2 „	9,9 „

Wir bemerken, daß sich im Plöner See die Hauptmasse des Planktons in den oberflächlichsten Wasserschichten ansammelt, die im Lunzersee und noch mehr im Neuenburgersee nahezu organismenfrei sind. In den Alpenseen treffen wir relativ planktonreichere Zonen erst in 2 bis 5 m Tiefe. Ähnlich wie in den norddeutschen Seen sehen wir auch in einigen nordamerikanischen Seen, so im Lake St. Clair und im Michigan, daß sich die Hauptmasse des Planktons nahe an der Oberfläche ansammelt. Weiter nach der Tiefe läßt sich eine kontinuierliche Abnahme des Planktons nachweisen, wenngleich zu gewissen Zeiten wenigstens auch in größeren Tiefen noch erheblichere Mengen lebender Planktonten gefunden werden können.

Bezüglich der Frage, ob die untersten Schichten tiefer Seen vollkommen frei von lebenden Planktonten sind, liegen einander widersprechende Angaben vor.

Hofer konnte eine planktonleere abyssale Region in folgenden bayerischen und Tiroler Seen konstatieren:

Königsee . . . von ca. 35 m Tiefe an
Starnbergersee . „ „ 35 „ „ „
Achensee . . . „ „ 75 „ „ „
Walchensee . . „ „ 85 „ „ „

Weismann sagt ausdrücklich, er habe im Bodensee unter 25 m Tiefe keine Planktonorganismen gefunden, während Kirchner und Schröter noch bis über 50 m Planktonalgen, Bakterien aber bis zu 65 m Tiefe nachweisen konnten.

In den norditalienischen Seen haben Pavesi und Garbini noch in Tiefen von zirka 100 m Plankton gefischt und Forel gibt an, daß die Tiefen des Leman durchaus nicht unbewohnt sind: zwischen 100 und 200 m konnten noch planktonische Entomostraken gefischt werden, und auch Yung erklärt, daß in diesem See das tierische Plankton bis in die größten untersuchten Tiefen, bis 200 m, hinabsteigt.

Als Beispiel eines Tropensees mögen noch zwei Serienfänge aus dem Nyassasee angeführt werden. Schmidle berechnete folgende Einheitsmengen:

Digitized by Google

22. August		26. Dezember	
1. für die Seeoberfläche .	0,38 ccm	1. für die Oberfläche .	0,12 ccm
2. „ die Tiefe 0—20 m	0,14 ccm	2. „ die Tiefe 0—90 m	0,39 ccm
3. „ „ „ 20—50 m	0,43 ccm	3. „ „ „ 90—180 m	0,14 ccm
4. „ „ „ 50—110 m	0,34 ccm		

An den genannten Tagen nahm somit das Plankton unterhalb der Seeoberfläche zunächst ab, dann wieder zu, erreichte ein Maximum, und erst in noch größerer Tiefe erfolgte wieder eine Abnahme.

Die vertikale Verteilung des Planktons ist offenbar in den einzelnen Seen großen Schwankungen unterworfen. Auch im Wechsel der Jahreszeiten scheint die untere Grenze der Planktonschicht nicht unbedenkliche Verschiebungen zu erleiden, was aus den Untersuchungen Burckhardts über das Tiefenplankton des Vierwaldstättersees hervorgeht.

Darnach bildet das Plankton dieses Sees von 100—200 m Tiefe
vom Juli bis September 0 oder höchstens 0,2%,
vom Januar bis März aber 10—20% des Totalquantums.

„Im Sommer, Juni bis September, scheint die ganze ausgedehnte Wasserschicht von 80 m abwärts sozusagen organismenleer zu sein ...; im Oktober und November aber sinken die unteren Grenzen vieler Planktonformen in bedeutend größere Tiefen hinab."

Ebenso konnte Hofer im Bodensee die Beobachtung machen, daß das Maximum in der Massenverteilung des Planktons vom Frühjahr bis zum Herbst von der Oberfläche nach der Tiefe zu vorschreitet. Die Felchenfischer des Bodensees haben nun durch die Erfahrung die Tatsache ermittelt, daß sich beim Beginn der Renkenfischerei, die nach der völligen Ruhe während des Winters im Frühjahr (April—Mai) anhebt, die meisten Blaufelchen in denjenigen Netzen fangen, welche in einer Tiefe von zirka 10 m schweben. Vom Frühjahr ab werden die Schwebnetze während des Sommers und Herbstes immer tiefer gesetzt, so daß sie im September bereits auf 20—25 m Tiefe angelangt sind. Der Erfolg des Schwebnetzfischens beim Renkenfang hängt, wie die Fischer übrigens in allen Coregonenseen am Alpenrand wissen, von der richtigen Tiefe ab, in welcher das Netz gestellt wird.

„Es ist nun gewiß kein Zufall, wenn mit diesem vom Frühjahr bis zum Herbst nach der Tiefe hin zunehmenden Standortwechsel der Coregonen im Bodensee parallel die gleiche Erscheinung in der Verteilung des Maximums bei den Nährtieren der Fische, d. h. dem Plankton zu beobachten ist, vielmehr werden diese beiden an sich ganz unabhängig voneinander ermittelten Erscheinungen in einem

Digitized by Google

ursächlichen Zusammenhang stehen, da die Fische sich für gewöhnlich jedenfalls da aufhalten werden, wo sie die meiste Nahrung finden." In ähnlicher Weise konnte Hofer auch für verschiedene andere Alpenseen einen Zusammenhang zwischen der vertikalen Verteilung des Planktons und dem Standorte der Fische nachweisen, so z. B. im Königsee, in dem die Saiblinge (*Salmo salvelinus*) den täglichen vertikalen Wanderungen des Planktons folgen.

Schon das mehrfach früher erwähnte Auftreten einer „Wasserblüte" läßt vermuten, daß nicht nur quantitativ sondern auch qualitativ das Plankton in seiner vertikalen Ausbreitung nicht gleichmäßig verteilt ist.

Da für die Kohlensäureassimilation der Pflanzen das Licht ein unentbehrlicher Faktor ist, kann es uns nicht überraschen, wenn wir die obersten Wasserschichten, in welche Licht von genügender Intensität gelangt, vorzüglich von Phytoplankton erfüllt finden, ja wir können diese oberste Schichte als den Mutterboden der planktonischen Urnahrung, mit Seligo geradezu als „Nährschicht" oder „trophogene Region" der darunter befindlichen Wassermasse entgegensetzen, welch letztere wir in gewissem Sinne als „Verdauungsschicht", besser noch als „Speicherschicht" bezeichnen können. „Innerhalb der obersten Schicht wird also die Pflanzensubstanz gebildet, welche der See neu zu erzeugen vermag, und die zu einem großen Teile dem tierischen Plankton zur Nahrung dient."

Nur für eine Gruppe der Phytoplanktonten wirkt Sonnenlicht schädlich; es sind dies die Bakterien. Büchner fand am Starnberger See, daß die $4^1/_2$ stündige Einwirkung der Junisonne auf krankheitserregende Bakterien bis zu einer Tiefe von 2,6 m einen schädigenden Einfluß ausübt. Nach Pfenniger ist der durchschnittliche Keimgehalt im Zürichsee in 100 m Tiefe größer als in 30 m derselben Untersuchungsstelle. Kleiber fand im Zürichseewasser aus 80 m Tiefe 28—30 Mikroben pro cbm, Roth im Bodensee zwischen 60 und 65 m Tiefe (zirka 5 m über dem Grunde) 31—146 Keime (nach Kirchner und Schröter).

Untersuchen wir nun die Art der vertikalen Verteilung innerhalb der trophogenen Region zu einer bestimmten Zeit, etwa im Juli, in einem Alpensee z. B. im Zürichsee, so können wir nach den sorgfältigen Untersuchungen von Lozeron folgendes feststellen.

Die Peridineen (*Ceratium* und *Peridinium*) sind ausschließlich in der obersten, 30 cm dicken Schicht in großer Zahl angesammelt, tiefer unten, bis etwa 13 oder 15 m finden wir sie nur noch sehr vereinzelt. Ähnlich verhalten sich *Dinobryon, Pediastrum, Cosmarium* und *Raphidium*. *Sphaerocystis schröteri* und *Pandorina morum* steigen

Digitized by Google

tiefer, bis zu 30 m, die letztere wurde sogar noch in 50 m Tiefe vollkommen lebensfrisch angetroffen. Daß ferner alle jene Formen, welche eine Wasserblüte zu bilden vermögen, sich wenigstens in diesem Stadium knapp an der Oberfläche aufhalten, ist meist schon mit freiem Auge nachweisbar.

Apstein fand z. B. im Molfsee in 1 cbm Wasser

aus 0—1 cm Tiefe . . 42 Millionen Clathrocystis
aus 1—350 cm „ . . nur 8 „ „

Alle Bacillariaceen haben im Zürichsee ihr Maximum zwischen 5 und 15 m, finden sich aber auch an der Oberfläche und steigen selbst bis zu 50 m in die Tiefe; die von *Oscillatoria rubescens* (Fig. 44, S. 94) beherrschte Schicht reicht von 7 bis 20 m, die Maximalentwicklung erlangt sie in zirka 13 m Tiefe.

Eine andere Schizophycee, die *Rivularia echinulata*, geht im Plöner See im Juli bei ruhigem Wetter nur in wenigen Exemplaren bis 4 m in die Tiefe, die größten Massen bleiben an der Oberfläche.

Strodtmann zählte in $^3/_4$ l Wasser

an der Oberfläche	4080 Rivularien
in 0,2—1 m Tiefe	20 „
in 1—2 m „	5—6 „
in 2—4 m „	2 „
in 4—6 m „	0 „

Ähnlich verhalten sich die Bacillariaceen des Plöner Sees. Apstein konstatierte

	in 0—1 m	in 1—2 m	in 2—24 m
von *Asterionella* . .	1 414 572	98 314	22 000 Zellen
von *Melosira* . . .	395 200	178 600	24 500 „

Wir ersehen aus diesen wenigen Beispielen, daß die Verschiedenheit der vertikalen Planktonverteilung bei den beiden Seentypen rücksichtlich der Ausbildung der obersten trophogenen Region deutlich zum Ausdruck kommt.

Nach den Untersuchungen von Apstein und Seligo spielt sich also die Erzeugung der pflanzlichen Urnahrung in den norddeutschen Seen vornehmlich nur innerhalb der obersten 5 m-Schicht ab, während sich in den tiefen und klaren Alpenseen die trophogene Region weiter hinab erstreckt und das Phytoplankton hier auch nicht durchwegs knapp unter der Oberfläche, sondern ebenfalls etwas tiefer seine größte Entfaltung zeigt. Das gilt besonders von den Diatomeen (Imhof, Kirchner und Schröter). So wie die Alpenseen scheinen sich auch die klaren, tiefblauen tropischen Seen Innerafrikas zu verhalten, denn nach Schmidle kommen z. B. die Planktondiatomeen des Nyassa

Digitized by Google

„wohl auf der Oberfläche zum Teil sehr häufig vor, erreichen aber das Maximum erst in größerer Tiefe." Das gesamte Algenplankton reicht im Nyassa bis in die großen Tiefen von 90—100 m.

Offenbar sind diese Unterschiede in der verschiedenen Klarheit des Wassers begründet, in der da und dort wechselnden Menge gelöster organischer Substanzen (Humussäure), in der verschiedenen Lichtintensität usw. Auch die Tiefenausbreitung der Ufervegetation ist ja in den einzelnen Seen offenbar aus ähnlichen Gründen recht verschieden. In vielen norddeutschen Seen überschreitet sie selten die 5 m-Zone, in den großen Voralpenseen geht sie erheblich tiefer hinab.

Allein die Dicke der „Nährschicht" ist auch in ein und demselben See je nach der Jahreszeit eine wechselnde; wir können Veränderungen nicht nur in den einzelnen Monaten, sondern sogar von Stunde zu Stunde wahrnehmen. Die Ursachen, welche diese Veränderungen der vertikalen Verteilung herbeiführen, sind hauptsächlich Strömungen verschiedener Art. Wir unterscheiden mit Lozeron:

1. Kontinuierliche Strömungen, bedingt durch die Zu- und Abflüsse des Sees; sie sind bisweilen stark in kleineren Seen und kaum merkbar in großen, tiefen Seen. In der Mitte des Genfersees beträgt die Geschwindigkeit der Strömung nur wenige Zentimeter in der Stunde, im Zürichsee 1—2 Dezimeter in derselben Zeit.

2. Durch schwache Winde bedingte Oberflächenströmungen verhindern die Bildung der Wasserblüte, vermögen aber Peridineen kaum bis zu einer Tiefe von 1 m zu verteilen, stärkere Winde können aber die Verteilung des Phytoplanktons schon bis zur drei- und vierfachen Tiefe beeinflussen, und es bedarf schon starker Luftströmungen, um die Fäden der *Oscillatoria* von der Oberfläche in eine Tiefe von 7 m hinabzureißen. Über den Einfluß des Windes auf die vertikale Verteilung der *Rivularia* im Plöner See gibt die folgende Tabelle von Strodtmann Aufschluß:

	25. Juli ruhig	27. Juli Wind		25. Juli ruhig	27. Juli Wind
Oberfläche	4080	18	4—6 m	—	3
0,2 1 m	20	12	6 - 8 m	—	1
1—2 m	5—6	17	8—10 m	—	1
2—4 m	2	9	10—12 m	—	—

3. Durch Unterschiede der Insolation bedingte Strömungen in der Abflußrichtung des Seewassers entgegengesetzter Richtung konnte Lozeron im Zürichsee beobachten.

Digitized by Google

4. Konvektionsströmungen haben einen bedeutenden Einfluß auf die vertikale Verteilung des Phytoplanktons. Wir können mit Lozeron geradezu die thermische Stratifikation des Wassers für die biologische Schichtung des Planktons verantwortlich machen, während die Auftriebströmungen eine gleichförmige vertikale Verteilung des Phytoplanktons in quantitativer wie qualitativer Hinsicht herbeiführen. So ist die Möglichkeit gegeben, allein schon aus der Thermik eines Sees auf die vertikale Verteilung des Phytoplanktons in den einzelnen Jahreszeiten einen Schluß zu ziehen.

Im Sommer, während der frischen Nächte, ist im Züricher See die Temperatur bis in eine Tiefe von 2 m ausgeglichen, und wenn wir am frühen Morgen fischen, werden wir die Peridineen bis zu eben dieser Tiefe gleichmäßig verteilt finden.

Wesentlich anders ist die Verteilung des Phytoplanktons im Winter. Lozeron konstatierte in je 50 l Wasser:

aus 50 m Tiefe	0,95	ccm	Plankton
„ 80 m „	0,85	„	„
„ 100 m „	0,30	„	„

Bis zu einer Tiefe von 80 m ist sonach das Phytoplankton annähernd gleich dicht verteilt, und erst von da ab tritt eine erhebliche Verminderung der Menge ein, offenbar weil die Temperatur im Winter bis zu dieser Tiefe nahezu konstant ist und die Konvektionsströmungen dort sehr schwach sind.

Aber auch qualitativ zeigt das Winterplankton große Gleichmäßigkeit in seiner Ausbreitung in die Tiefe, wie aus der folgenden Zusammenstellung hervorgeht. Es leben in:

50 m Tiefe

Oscillatoria rubescens (*Cymatopleura elliptica*)
Tabellaria fenestrata („ *solea*)
Fragilaria crotonensis
Asterionella gracillima
Synedra delicatissima
Sphaerocystis schröteri
Synedra longissima

80 m Tiefe

Oscillatoria rubescens (*Synedra longissima*)
Tabellaria fenestrata (*Cymatopleura elliptica*)
Fragilaria crotonensis („ *solea*)
Asterionella gracillima
Synedra delicatissima

Digitized by Google

100 m Tiefe

Oscillatoria rubescens (*Fragilaria capucina*)
Tabellaria fenestrata (*Cymatopleura elliptica*)
Fragilaria crotonensis („ *solea*)
Asterionella gracillima

Wir sehen, daß sich am Grunde des Sees dieselben Planktophyten aufhalten wie in den höheren Schichten; die Konvektionsströmungen haben auch typische Grundformen (sind in Klammern) emporgeführt, die wir während des Sommers nie oder nur äußerst spärlich im freien Wasser antreffen.

5. Endlich vermögen auch durch Fahrzeuge aller Art, Dampfer und Ruderbote, verursachte Strömungen die Verteilung des Phytoplanktons zu beeinflussen. In den seichten Altwässern der Donau bei Wien waren z. B. die Einwirkungen der jährlich einmal stattfindenden Ruderregatten auf die vertikale Verteilung des Phytoplanktons unverkennbar.

Neben diesen zahlreichen äußeren, durch Strömungen bedingten, haben wir aber auch noch gewisse innere Ursachen zu beachten, die ebenfalls die biologische Schichtung des Phytoplanktons zu verändern vermögen.

Wir haben bereits an anderer Stelle auf die Bedeutung der Vakuolen als Schwebeeinrichtungen bei den Schizophyceen hingewiesen. Da den Sporen die genannten Apparate fehlen, sinken die Schizophyceenkolonien während der Sporenbildung in die Tiefe. Dieses Absinken während der Sporulation läßt sich mit Hilfe der quantitativen Planktonfischerei in voller Klarheit verfolgen. Ich verweise wieder auf die Untersuchungen Strodtmanns an der *Rivularia* des Plönersees und stelle dem Fangergebnis vom 25. Juli das vom August gegenüber, um welche Zeit die Sporenbildung der erwähnten Alge in vollem Gange ist.

	Juli	August (Sporulation)		Juli	August (Sporulation)
Oberfläche	4080	35	6—8 m	—	15
0,2—1 m	20	30	8—10 m	—	8
1—2 m	5—6	31	10—15 m	—	2
2—4 m	2	25	15—20 m	—	2
4—6 m	—	22			

Ein noch späterer Fang hätte dann sogar das Maximum der erwähnten Art in der Tiefe zeigen müssen. Ein gleiches Verhalten

Digitized by Google

konnte Apstein für *Dinobryon* nachweisen. Im Mai und Juni ist es an der Oberfläche überwiegend, wenn es im Juni das Maximum seiner Entwicklung erreicht, hat es aber auch schon sehr viele Cysten gebildet; diese sinken nun in die Tiefe, so daß Apstein im Juli mehr Zellen in der Tiefe als an der Oberfläche fand.

Im März beginnen dann die Cysten, nachdem sie den Winter über auf dem Boden geruht haben, sich zu entwickeln und steigen darauf empor. Am 19. März fand Apstein aus diesem Grunde nur Individuen in der Tiefe, Anfang April war *Dinobryon* noch wenig häufiger an der Oberfläche, und erst Ende April trat der Reichtum der Oberflächenschicht, in die jetzt die Dinobryen hinaufgestiegen waren, deutlich zutage.

Endlich können Veränderungen in der biologischen Schichtung des Phytoplanktons noch durch das massenhafte Absinken der abgestorbenen Individuen, durch den sogenannten Leichenregen, hervorgerufen werden. Das Phytoplankton, das man im Sommer in den Tiefenschichten des Züricher Sees findet, ist nach Lozeron tot. Ohne Zweifel zerfallen alle Schwebepflanzen mit zarteren Membranen im Sommer sofort in derselben Schichte, in der sie absterben, während die Diatomeen mit ihren resistenteren Kieselpanzern ungleich längerer Zeit zu ihrer vollkommenen Auflösung bedürfen. Die abgestorbenen Diatomeen sinken langsam ab; nach Zacharias braucht ein *Melosira*band 50 Minuten, um 1 m abzusinken. Am Seeboden bilden sie, mit Detritus vermischt, Massen von 4—5 ccm pro cbm Wasser. Nur selten allerdings täuscht der Leichenregen größere Planktonquantitäten vor. Lozeron konnte dies nur zweimal während des Jahres 1901 im Zürichsee u. z. während des Frühjahres, am 29. Mai und zur Herbstzeit, am 15. November, unmittelbar nach einer gewaltigen Diatomeenwucherung beobachten. Dem Hauptmaximum der Diatomeenentwicklung pflegt ein Massensterben zu folgen, und es genügen dann 4—5 Tage, im Herbst wohl mehr, zirka 7 Tage, bis all die Millionen kleiner Leichen im Grunde des Sees ihr Grab gefunden.

Während das Phytoplankton infolge des Mangels einer Eigenbewegung oder doch wegen seiner unzureichenden Lokomotionsmittel[1]) in seiner vertikalen Verteilung in hohem Grade von den jeweiligen Strömungen abhängig ist, sehen wir die Zooplanktonten mit ihren

1) Wo, wie z. B. im Baikalplankton ein Aufsteigen der Algen tagsüber stattfindet, wird dies mit den Assimilierungsvorgängen der Grünalgen (Gasabscheidung) in Zusammenhang gebracht (Korotneff u. a.).

Digitized by Google

verschiedenartigen Schwimmorganen befähigt, selbst die ihnen zusagenden Schichten aufzusuchen. Diese liegen aber bei den einzelnen Gattungen und Arten und auch für dieselben Zooplanktonten in verschiedenen Gewässern und zu verschiedenen Jahreszeiten verschieden tief.

Man hat, um dies gleich vorweg zu erwähnen, hauptsächlich die verschiedene Lichtintensität, den verschiedenen Grad der Durchsichtigkeit des Wassers für diese Verschiedenheiten in der Stratifikation des Zooplanktons verantwortlich gemacht. In den norddeutschen Seen kann man schon knapp unter der Oberfläche reiches Tierleben beobachten, was man mit der enormen Planktonflora am Wasserspiegel in ursächlichen Zusammenhang brachte. „In allen norddeutschen Seen ist die Entwicklung des Phytoplanktons eine so ungemein starke, daß fortwährend ein leichter, die unteren Wasserschichten beschattender Schleier sich an der unmittelbaren Oberfläche des Wassers findet, der besonders zur Zeit des Maximums der Entwicklung sehr viel Licht absorbieren muß. Unter dem Schutze dieses Schleiers nun können die tierischen Organismen bis nahe an die Oberfläche herankommen, ohne von den direkten Sonnenstrahlen belästigt zu werden.“ (Fuhrmann).

Ähnliche Massenansammlungen des Zooplanktons sind nach den Untersuchungen von Birge, Ward u. a. auch am Wasserspiegel nordamerikanischer Seen zu beobachten.

Ganz anders liegen die Verhältnisse wieder in den Alpenseen. Die oberste 2—5 m-Schicht derselben ist gewöhnlich fast ganz azoisch zu nennen. Erst in tieferen Schichten sammelt sich hier das Zooplankton zahlreicher an, die maximale Anhäufung ist aber in den verschiedenen Seen recht verschieden. Im Zürichsee steigt die Hauptmasse des Zooplanktons nie unterhalb 13 m, im Genfer-, Vierwaldstätter-, Neuenburger- und Bodensee aber steigt sie oft bis zu 20 und 30 m in die Tiefe.

Da die einzelnen Komponenten des Zooplanktons aber in verschiedenen Tiefen ihre Hauptentfaltung zeigen, können wir in einzelnen Seen eine Anzahl von Schichten unterscheiden und für jede derselben gewissermaßen Leitformen aufstellen, d. h. Zooplanktonten, die wegen ihres in ebendieser Schicht massenhaften Vorkommens als charakteristisch für die betreffende Tiefe angesehen werden können. Eine solche Schichtenfolge gibt z. B. Burckhardt für den Vierwaldstättersee an. Nach einer von Brehm gelieferten Zusammenstellung ergibt sich für diesen See etwa das folgende Übersichtsbild:

Digitized by Google

0 m	*Scapholeberis*	Wasserspiegel
5 m	Rotiferen	Rotiferenzone
10 m	*Diaphanosoma, Leptodora, Asplanchna,*	Cladoceren und
30 m	*Bosmina, Triarthra, Daphnia*	
60 m	*Cyclops strenuus* und *leuckarti*	Copepodenzone
70 m	*Bytothrephes, Diaptomus*	
80 m	*Notholca*	Abyssal
100 m	azoisch	Boden

Eine ähnliche zonare Schichtung konnte Brehm im Achensee nachweisen. Auf die sehr planktonarmen, meist nur *Ceratium* führenden oberflächlichen Schichten folgt in diesem See eine vorzüglich von Rotatorien und auch bereits von *Cyclops strenuus* bevölkerte Zone, gegen die Tiefe zu nimmt *Cyclops*, dann *Daphnia* und *Bosmina*, endlich *Anuraea* und *Asplanchna* erheblich zu. Ähnlich wie im Tegernsee scheinen hier sonderbarer Weise die Cladoceren in höherem Grade als Leitformen der Tiefe zu gelten als die Copepoden. Auch Imhof traf an der Oberfläche der Seen von Mortels (2520 und 2610 m) nur Copepoden, Cladoceren dagegen unmittelbar über dem Seegrund. Die Alpenseen Tessins, welche Fuhrmann besuchte, sollen tagsüber bis zu 2 m Tiefe nur wenig Plankton beherbergen. An der Oberfläche des großen Ritomsees (1829 m) tummelten sich während des Tages nur wenige Exemplare von *Cyclops strenuus* und unreife Individuen von *Daphnia longispina. Diaptomus denticornis* und *Conochilus unicornis* traten erst bei 10 m Tiefe auf. (Zschokke).

In den schwedischen Binnenseen steigt eine Kaltwasserform, *Limnocalanus macrurus* (Fig. 170, S. 269), niemals, auch nicht im Winter, in die oberste 5 m-Schicht auf. (Ekman).

Hofer teilt die Zooplanktonten des Bodensees nach ihrer biologischen Schichtung in 4 Gruppen ein:

1. Zur ersten gehören alle jene, die während des Sommers durch alle Schichten verbreitet sind (*Diaptomus, Cyclops*-Arten).

2. Die zweite Gruppe umfaßt Formen, die sich nur in den oberen, wärmeren Schichten bis 15 m Tiefe aufhalten und bei Eintritt der Winterkälte absterben (viele Rotatorien, Daphnien und Bosminen).

3. Die Tiere der dritten Gruppe meiden sowohl die oberen warmen als die unteren kalten Schichten und leben somit in einer Mittellage von etwa 7—18 m. (*Leptodora, Bythotrephes*).

4. Zur vierten Gruppe gehören die Tiere der kalten Tiefenzone, besonders zwischen 15 und 28 m (*Heterocope* und *Cyclops strenuus*).

Damit würde die bei amerikanischen Planktologen übliche, künstliche Einteilung in ein surface stratum, intermediate stratum und deep stratum eine biologisch begründete Basis erhalten.

Digitized by Google

In den tieferen Seen scheint die Sprungschicht auf die vertikale Verteilung des Planktons nicht ohne Einfluß zu sein, wie schon früher (s. S. 63) angedeutet wurde: sie bildet in einigen nordamerikanischen Seen die untere Grenze des Planktons überhaupt, in anderen wieder hindert sie das Aufsteigen der tiefenbewohnenden Crustaceen in höhere Regionen. Belege dafür sind die *Daphnia pulex var. pulicaria* in den Clover Leaf-Seen und der *Limnocalanus macrurus* (Fig. 170, S. 269) im Green Lake. Dieser ist wie in Schweden auch in der nördlichen neuen Welt der vorherrschende Krebs in den Tiefenschichten der Seen unterhalb 50 m und wurde von Juday niemals oberhalb der Sprungschicht, d. i. oberhalb 15 m gefischt.

Auch beim Zooplankton ist die biologische Schichtung zahlreichen verändernden Einflüssen unterworfen. Ähnlich so wie bei den Planktophyten werden vorübergehend durch die Bildung von Dauereiern sowohl wie durch intensiveren Leichenregen zunächst eine mehr gleichmäßige Verteilung der betreffenden Formen und endlich ausgesprochene Maxima in der Tiefe, über dem Grund bedingt. Manche Zooplanktonten, so gewisse Rotatorien, zerfallen allerdings sehr bald nach dem Tode. Aber die Loricae der Anuraeën z. B. können den zerstörenden Agentien lange widerstehen und bleiben noch lange im Wasser suspendiert. So fand Burckhardt im Vierwaldstättersee namentlich zur Herbstzeit derartige leere Loricae in Mengen an.

Ferner sind auch äußere Einflüsse, Wind und Strömungen, sicher nicht ganz ohne Einfluß auf die vertikale Verteilung des Zooplanktons. Amberg findet, daß bei Wind, der die Wasserschichten untereinander treibt, im Katzensee die Organismen, die wir sonst in der Tiefe häufig antreffen, auch an die Oberfläche kommen; überhaupt ist die Verteilung des Planktons dann in allen Schichten eine ziemlich gleichmäßige. Nach Burckhardt können die thermischen Vertikalströmungen und die Mischung des Oberflächenwassers durch Wellenbewegung hauptsächlich Anhäufung von Planktontieren in engbegrenzten Schichten verhindern; gute Schwimmer aber, und das ist ja ein großer Teil der tierischen Planktonten, vermögen auch stärkere Strömungen zu überwinden.

Endlich kann zu gewissen Zeiten (im Winter) die biologische Schichtung ganz aufgehoben werden, die Tiere sind dann gleichmäßig in allen Schichten verteilt wie im Bodensee (Fig. 209), oder sie kann auch über Winter erhalten bleiben wie im Achensee.

Die eben erwähnten kräftigen, aktiven Bewegungen ermöglichen auch eines der interessantesten und schönsten Phänomene: die periodischen vertikalen Wanderungen des Planktons. Sie wurden zuerst 1874 von Weismann an den Leptodoren des Bodensees und gleichzeitig von Forel am Plankton des Genfersees beobachtet. Im Boden-

Digitized by Google

see ist nach Hofer die Masse der zur Nachtzeit an der Oberfläche vorhandenen Tiere mindestens 60 mal so groß wie am Tage.

Selbst an kleinen Teichen läßt sich ein Aufwärtswandern der Zooplanktonten zur Nachtzeit feststellen, während sich die Tiere über Tag mehr am Grunde aufhalten. So ließen sich an einem kleinen, nur 30 m langen, 20 m breiten und 2—3 m tiefen Wasserbecken in den Alpen an *Diaptomus bacillifer* und *Daphnia longispina* die Tag-

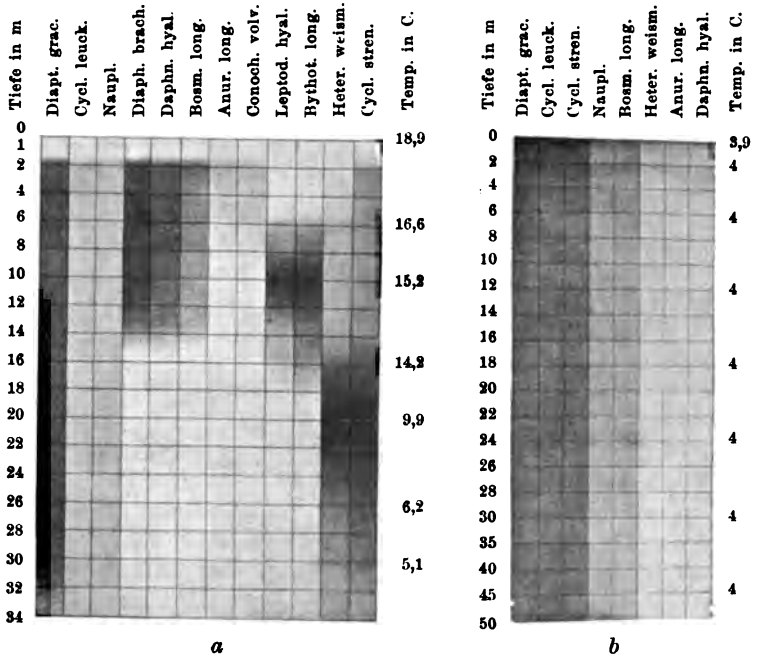


Fig. 209. Graphische Darstellung der Verbreitung des Bodensee-Planktons (nach Hofer).

a im Sommer. *b* im Winter.

In Diapt. grac. ist vielleicht auch D. laciniatus mit einbezogen!

und Nachtwanderungen deutlich beobachten (Zschokke). Ebenso konnte Ruttner in kleinen, seichten Teichen Nordböhmens eine deutliche Wanderung des Planktons konstatieren. Wo sie ursprünglich nicht konstatiert worden war, wie in nordamerikanischen Seen (von Birge) und am Plöner See, haben neuere, exaktere Untersuchungen (von Birge, Marsh, Juday, Ruttner u. a.) das Gegenteil ergeben. Wenn auch in letzter Zeit abermals ein Forscher, Ekman, in den nordschwedischen Hochgebirgsseen die Oberfläche des Tages ebenso

Digitized by Google

reich belebt fand wie des Nachts, werden wir trotzdem nicht fehl gehen, wenn wir die periodischen vertikalen Wanderungen als eine allgemein verbreitete Eigenschaft der limnetischen Zooplanktonten bezeichnen. Nur graduell kann sie verschieden sein, je nach den verschiedenen lokalen Verhältnissen, nach Jahreszeit, Art, Geschlecht und Alter der einzelnen Zooplanktonten.

Diese eben bezeichneten Verschiedenheiten erschweren auch den Versuch, ein allgemein gültiges Schema aufzustellen, nach dem dieses Phänomen vor sich geht. Es zeigt sich nämlich folgendes:

1. Die verschiedenen Arten des Zooplanktons zeigen das Phänomen in verschiedener Stärke. Im Vierwaldstättersee konnte Burckhardt z. B. bei 6 Rotatorienarten überhaupt keine tägliche vertikale Wanderung beobachten, sehr schwache Wanderung, von höchstens 1 m Distanz, zeigten *Anuraea cochlearis* und *Notholca longispina*, etwas stärkere, bis 2 m Weite: *Diaphanosoma brachyurum*; ziemlich starke Wanderung (Maximum 30—40 m) *Bosmina coregoni*, *Leptodora hyalina* und *Cyclops leuckarti*. Die größte Wanderung fand Burckhardt bei *Bythotrephes*, *Diaptomus* und *Daphnia hyalina*.

In nordamerikanischen Seen wandert *Limnocalanus* nach Juday 35 m, *Daphnia hyalina* im Maximum 7 m, *Daphnia retrocurva* 10 m, *Daphnia pulicaria* 12 m, *Diaphanosoma brachyurum* 5 m, *Leptodora hyalina* 9 m, *Bosmina* 4 m, *Epischura* 12 m, *Diaptomus* 5 m, *Cyclops* 10 m. In den Twin Lakes (Colorado) aber sollen die Copepoden gar nicht wandern, *Daphnia hyalina* nur $^1/_2$—1 m und im Tahoe-Lake richtet sich der Umfang der Daphnidenwanderung direkt nach dem Grade der Wasserdurchsichtigkeit.

2. Ein Zooplanktont wandert in einem See, in einem anderen (oft nahe gelegenen) soll er nicht wandern. So konnte Juday die vertikale Wanderung der *Daphnia hyalina* in 8 nordamerikanischen Seen nachweisen, in einem See aber soll sie nicht wandern. *Daphnia retrocurva* wurde in 4 Seen beobachtet, wanderte aber nur im Rainbor- und Greenlake.

3. Die Strecke, auf der sich die tägliche vertikale Wanderung abspielt, ist bei Zooplanktonten derselben Art, aber in verschiedenen Seen verschieden groß. *Daphnia hyalina* legt in den von Juday untersuchten nordamerikanischen Seen im Maximum täglich 7 m zurück, während nach Burckhardt die vertikale Wanderung der Art im tiefen Vierwaldstättersee im Maximum mindestens 50 m (von 10—60 m) betragen soll.

4. Die vertikale Wanderung jugendlicher Planktonten ist geringer als die erwachsener Tiere oder überhaupt nicht

Digitized by Google

wahrnehmbar. In der „alten Donau" bei Wien fischte ich an der Oberfläche wohl zumeist mehr Nauplien während der Dunkelheit als in den hellen Tagesstunden, im Vierwaldstättersee sollen sie die vertikale Wanderung „am wenigsten deutlich zeigen", und gar nicht beobachtet wurde sie von Juday in Nordamerika und von Ruttner im Plöner See. Im Lac de Bret ziehen sich die Nauplien nach Linder gar während der Nacht von der Oberfläche in die Tiefe zurück, und Ähnliches konnte ich, allerdings nur einmal im August, auch an den Nauplien in den Altwässern der Donau bei Wien beobachten.

Im Greenlake zeigen die Jungen der *Daphnia retrocurva* eine Bewegung von 6, die Alten eine solche von 10 m.

5. Die vertikale Wanderung ist bei Männchen und Weibchen derselben Art nicht vollkommen gleich. Nach Burckhardt erwiesen sich die Weibchen von *Cyclops strenuus* etwas aktiver als die Männchen. Während weiters die Weibchen von *Cyclops leuckarti* bedeutend schneller an die Oberfläche zu kommen scheinen als die Männchen, ist bei den Weibchen von *Diaptomus gracilis* der Andrang zur Oberfläche bei Beginn der Nacht immer weit weniger stark als der der Männchen. Ebenso konnte derselbe Autor bei dem Männchen von *Diaptomus laciniatus* eine maximale Konzentration in der dünnsten Oberflächenschicht regelmäßig beobachten, die Weibchen derselben Art zeigten dieses Phänomen nur in geringem Grade.

6. Die Weite der täglichen vertikalen Wanderung ist schließlich auch nach der Jahreszeit verschieden. Da nach Burckhardt die Tiefe, in welche die Organismen hinabsinken, sich sehr genau proportional dem Quantum des in den See eindringenden Lichtes verhält, so werden naturgemäß im Hochsommer die Zooplanktonten am Tage tiefer hinabsteigen, weil oben (unter normalen Umständen) das direkte Sonnenlicht um diese Zeit viel tiefer ins Wasser eindringt „als wenn die Sonne auch um Mittag nur 19° über dem Horizont steht."

In den nordamerikanischen Seen variiert die Ausdehnung der Bewegung nach Juday bei *Daphnia pulicaria* zwischen 12 m im Oktober und 1 m im Juni im Oconomowoc Lake. Im Rambon Lake steigt das Ausmaß der Wanderung bei *Daphnia hyalina* von 2 m im Juli bis zu 6 m im September. Im Okauchee-Lake wandern *Daphnia hyalina* 2 m, *D. pulicaria* 5 m, *Leptodora* 9 m im August, 1 m, bzw. 3 und 7 m im Juni.

Wenn tatsächlich die Hauptmasse des Zooplanktons zur Nachtzeit die oberflächlichen Wasserschichten bevölkert, um sich mit Tagesanbruch zum Teil wenigstens oder nur für längere oder kürzere Zeit

Digitized by Google

in die Tiefe zurückzuziehen, dann mußte die Frage auftauchen, um welche Zeit wohl das Maximum an der Oberfläche angesammelt ist. Blanc fand im Genfersee die Crustaceen an der Oberfläche um 4 Uhr früh in 25 mal größerer Anzahl als um 4 Uhr nachmittag. Auch Fordyce findet das Maximum seiner *Leydigia fimbriata* um 4 Uhr früh, das Minimum an der Oberfläche um 12 Uhr mittag und der *Cyclops* des Lac de Bret soll ebenfalls von 4—6 Uhr früh sein Maximum erreichen (Linder). Fuhrmann vermutet, daß die Vermehrung des Planktons an der Oberfläche des Neuenburger Sees kurz vor Sonnenaufgang ihr Maximum erreicht.

Bei der großen Verschiedenheit, mit der die einzelnen Planktonten je nach Art, Alter, Geschlecht usw. ihre periodischen Wanderungen ausführen, ist von vornherein nicht anzunehmen, daß sie sich alle und jederzeit um eine bestimmte Stunde in größter Menge an der Oberfläche ansammeln. Schon die verschiedene Helligkeit der einzelnen Nachtstunden wird hierbei nicht ganz ohne Einfluß sein. Zwar konnten Ruttner im Plöner See und ich in den Altwässern der Donau in einigen Fällen keinen nennenswerten Einfluß des Mondlichtes auf die Wanderung konstatieren, in anderen Fällen aber glaubte ich doch schon damals einige Besonderheiten im Ablauf der nächtlichen Wanderung mit den durch zeitweiligen Nebel bedingten Lichtintensitätsverschiedenheiten in Beziehung bringen zu müssen. Auch Ruttner hatte den Eindruck, als ob die Calaniden des Plöner Sees nachts zahlreicher an der Oberfläche erschienen, wenn der Mond durch Wolken verdeckt war.

Nach Francés Untersuchungen am Plattensee hält sich dort der größte Teil des Planktons nachts über bei Neumond, Windstille und ruhigem Wasser an dem Spiegel des Sees auf, bei Vollmond befindet sich zwar noch immer ein großer Teil der Planktonten, hauptsächlich Cladoceren, an der Oberfläche, ein anderer zieht sich jedoch in tiefere Wasserschichten zurück. Auch in der Planktonverteilung des Lützelsees weisen nach Waldvogel helle Nächte größere Differenzen auf als dunkle, und Lozeron findet im Zürichsee das Zooplankton zur Nachtzeit bis zu einer Tiefe von 2 m fast gleichmäßig verteilt, wenn der Mond von einem Nebelschleier bedeckt ist, bei vollem Mondenschein sammelt es sich dagegen in einer Schichte von 20—30 cm Tiefe in großen Mengen an. An sehr trüben, regnerischen, nebligen Tagen ist endlich auch im Vierwaldstättersee die Wanderung am geringsten.

Man hat sich weiter auch die Frage vorgelegt, in welcher Reihenfolge die einzelnen Arten am Abend an der Oberfläche erscheinen

Digitized by Google

und gegen Morgen in die Tiefe versinken. Auch hier sind die Antworten recht verschieden ausgefallen. Im Plattensee traten nach Francé „zuerst die gut schwimmenden Cladoceren an die Oberfläche, während die Copepoden erst nachträglich, ungefähr in einer Stunde, folgten, wie denn auch die Cladoceren mit Sonnenaufgang die ersten waren, welche die Oberfläche verließen und tiefere Wasserschichten aufsuchten." Blanc fand dagegen im Genfersee um 9 Uhr abends hauptsächlich Copepoden, Cladoceren um 9 Uhr abends noch selten und erst um 11 Uhr zahlreich an der Oberfläche; das Maximum scheint erst nach Mitternacht erreicht worden zu sein. Ähnlich lauten die Angaben Judays. Im Lünersee kommen nach Zschokke zuerst die Diaptomiden, dann die Cyclopiden, dann erst die Daphniden empor.

In den Altwässern der Donau erscheinen die dort selteneren Cladoceren (*Diaphanosoma, Sida, Leptodora*) später am Wasserspiegel und verschwinden auch am frühesten in die Tiefe. Die geschlechtsreifen Copepoden, *Cyclops* und *Diaptomus*, kommen konstant später an die Oberfläche als ihre Jugendformen und gehen auch beizeiten in die Tiefe.

Endlich hat man Beziehungen aufgedeckt zwischen der Tiefe der normalen Wohnschicht einzelner Planktonten und der Größe ihrer vertikalen Wanderung. Darnach sind im allgemeinen die Tiefenbewohner Tiere mit stärkster vertikaler Wanderung und Formen der mittleren Schichten durch bald stärkere, bald schwächere Wanderung ausgezeichnet, während Oberflächentiere keine oder fast keine vertikale Wanderung zeigen (Hofer, Brehm, Burckhardt u. a.). Im Plöner See fand Ruttner *Cyclops, Hyalodaphnia* und *Bosmina*, die auch des Tages die Oberfläche bevölkern, schon bei 1 m Tiefe sehr zahlreich, *Leptodora* bei 2 m, die *Calaniden* schließlich, die am spätesten sich zur nächtlichen Wanderung entschließen, erst bei 10—15 m oder noch tiefer.

„Die Fischzuchtanstalt des bayerischen Landesfischereivereines in Starnberg hat das nächtliche Aufwärtssteigen des Planktons im Starnberger See bereits praktisch nutzbar gemacht, indem zur Zeit der ersten Fütterung der Jungbrut täglich eine Stunde nach Sonnenuntergang der Fischwart der Anstalt an der Oberfläche Plankton als Futter für die Fischbrut sammelt. Die Ausbeute am Tage wäre an der Oberfläche eine höchst minimale, bei Nacht erbeutet der Fischer dagegen mit zwei großen Planktonnetzen leicht in $^1/_2$ Stunde zirka $^1/_2$—1 Liter sedimentierten Planktons." (Hofer).

Digitized by Google

Literatur.

1. Amberg, O. (s. p. 46 Nr. 1).
2. Apstein, C. (s. p. 7 Nr. 1).
3. Birge, E. A. (s. p. 71 Nr. 4).
4. Blanc, H. (s. p. 273 Nr. 1).
5. Brehm, V. (s. p. 289 Nr. 7).
6. Buchner, H. Über den Einfluß des Lichtes auf Bakterien und über die Selbstreinigung der Flüsse. Arch. f. Hygiene. Bd. 17.
7. Burckhardt, G. (s. p. 71 Nr. 6).
8. Ekman, S. (s. p. 17 Nr. 7).
9. Ekman, S. (s. p. 71 Nr. 15).
10. Fordyce, Ch. (s. p. 46 Nr. 13).
11. Forel, F. A. Matériaux pour servir à l'étude de la faune profonde du lac Léman. Bull. Soc. vaud. sc. nat. 1874—1876.
12. Francé, R. H. (s. p. 120 Nr. 16).
13. Fuhrmann, O. Beitrag z. Biologie d. Neuenburgersees. Biol. Cbl. Bd. 20. 1900.
14. Garbini, A. Fauna limnetica e profonda del Benaco. Bolletino Mus. Zool. Anat. comp. Universitá di Torino. Bd. 10. 1895.
15. Hofer, B. (s. p. 120 Nr. 24).
16. Juday, Ch. (s. p. 162 Nr. 43).
17. Juday, Ch. The diurnal movement of plankton crustacea. Trans. Wiscons. Acad. sc. Bd. 14. 1904.
18. Juday, Ch. Notes on lake Tahoe, its trout and trout-fishing. Bull. bureau of fisheries. Bd. 26. 1906-7.
19. Juday, Ch. A study of Twin lakes, Colorado. Bull. bur. of fisheries. Bd. 26. 1906-7.
20. Keissler, C. v. Das Plankton des (unteren) Lunzer Sees in Nieder-Österreich. Verhand. zool. bot. Ges. Wien. Jahrg. 1900.
21. Kleiber, A. Qualitative und quantitative bakteriolog. Untersuchung des Zürcherseewassers 1894.
22. Korotneff, A. de. Résultats d'une expédition zoologique au lac Baical pendant l'été de 1902. Arch. zool. exp. 4. Ser. Bd. 12. 1904.
23. Linder, Ch. Etude de la faune pélagique du lac de Bret. Revue suisse de Zool. Bd. 12. 1904.
24. Lozeron, H. (s. p. 98 Nr. 28.
25. Marsh, D. C. (s. p. 72 Nr. 30).
26. Pavesi, P. Notes physiques et biologiques sur trois petits lacs du bassin tessinois. Arch. sc. phys. nat. Bd. 22. 1889.
27. Pfenniger, A. (s. p. 47 Nr. 36).
28. Ruttner, F. (s. p. 84 Nr. 19).
29. Schmidle, W. (s. p. 187 Nr. 18).
30. Schorler, B., Thallwitz, J. und Schiller, K. Pflanzen- und Tierwelt des Moritzburger Großteiches bei Dresden. Ann. Biol. Lacustre. Bd. 1. 1906.
31. Schröter, C. und Kirchner, O. Die Vegetation des Bodensees. Bodenseeforschungen. Bd. 9. Lindau 1896.
32. Seligo, A. Die Seen Westpreußens. B. z. Landeskunde Westpr. Festschrift zum XV. deutsch. Geographentag. Danzig 1905.

Digitized by Google

33. Steuer, A. Copepoden und Cladoceren d. süß. Wass. a. d. Umg. v. Triest. Verh. zool. bot. Ges. Wien. Jhg. 1897.
34. Steuer, A. (s. p. 101 Nr. 10).
35. Strodtmann, S. (s. p. 228 Nr. 64).
36. Waldvogel, T. (s. p. 48 Nr. 51).
37. Ward H. B. (s. p. 163 Nr. 71).
38. Weismann, A. Über Bau und Lebenserscheinungen von Leptodora hyalina Lillj. Z. f. wiss. Zool. Bd. 24. 1874.
39. Yung, E. Des variations quantitatives du plankton dans le lac Léman. Arch. sc. phys. et nat. Bd. 8. 1899.
40. Zacharias, O. Über d. wechselnde Quantität d. Planktons im Großen Plöner See. Forschgsb. Plön. Bd. 3. 1895.

2. Die vertikale Verteilung und die vertikale Wanderung des Haliplanktons.

Das Haliplankton breitet sich normalerweise von der Oberfläche der Ozeane bis in die größten Tiefen hinab aus. Wo wir azoische Schichten antreffen, läßt sich meist unschwer auch die Erklärung dafür finden. So haben wir schon früher (S. 40) gehört, daß sich im Schwarzen Meer reiches Planktonleben nur bis zu etwa 100 m Tiefe erstreckt, von da aber erlischt wegen des im Tiefenwasser enthaltenen Schwefelwasserstoffes. Aus dem gleichen Grunde wurde auch im September 1903 im Mofjord bei Bergen nach den Untersuchungen von Heland-Hansen, Hjordt, Lebedinzeff und Nordgard von zirka 50 m abwärts kein lebendes Plankton mehr vorgefunden.

So wie wir im Süßwasserplankton eine Massenansammlung des Planktons in den obersten Schichten und eine allmähliche Verarmung nach der Tiefe gewöhnlich wahrnehmen können, findet sich auch im Meere das Plankton am dichtesten in den obersten Schichten, d. h. ungefähr zwischen 0 und 200 m Tiefe. „In den folgenden Schichten ist überall noch Material enthalten, aber verglichen mit der Menge der Oberflächenschichten in verschwindend geringen Mengen" (Schütt).

Die ersten verläßlichen Angaben über die Menge des in den einzelnen Schichten des Meeres angesammelten Planktons verdanken wir der deutschen Planktonexpedition. Es wurden dort sowohl Vertikalzüge mit einem Schließnetz als auch Stufenfänge gemacht. Setzen wir das Planktonvolumen, das aus der vertikalen Wassersäule von 0,1 qm Querschnitt und 200 m Höhe gewonnen wurde, gleich 1, so erhalten wir auf Grund der in der Sargassosee und in dem Südäquatorialstrom ausgeführten Fänge die folgenden Vergleichswerte:

Digitized by Google

Tiefe	Plankton-volumen	Tiefe	Plankton-volumen
0—100 m	0,5 ccm	0— 600 m	1,8 ccm
0—200 „	1 „	0—1000 „	1,9 „
0—400 „	1,3 „	0—2000 „	2,3 „

Noch instruktiver ist eine Vergleichung der Planktonvolumina der Partialwassersäulen der verschiedenen Tiefe. Es ergeben sich da nach Schütt folgende Werte:

Tiefe	Plankton-volumen	Tiefe	Plankton-volumen
0—200 m	1,0 ccm	600—1000 m	0,1 ccm
200—400 „	0,3 „	1000—2000 „	0,4 „
400—600 „	0,4 „		

Ähnlich liegen die Verhältnisse in den Polarmeeren. So brachte nach Apstein auf Station 152 der Valdivia-Expedition (vor Enderbyland) eine Schließnetzserie aus:

Tiefe	Plankton-volumen	Tiefe	Plankton-volumen
0—20 m	136 ccm	60— 80 m	58 ccm
20—40 „	100 „	80—100 „	23 „
40—60 „	72 „		

Auf Station 145 fand sich zwischen 100 und 200 m nur noch 1 ccm Plankton im Fange.

Alle diese auf Grund der Rohvolumenmethode gewonnenen Zahlen können indessen keinen Anspruch auf große Genauigkeit machen, sie sind aber immerhin als Näherungswerte zur ersten, allgemeinen Orientierung von Bedeutung. Genauere Daten liefert uns das Studium der vertikalen Verbreitung der einzelnen Plankton-Komponenten selbst.

Um wieder mit den niedersten Phytoplanktonten zu beginnen, finden sich nach Fischer im freien Ozean Bakterien sowohl an der Oberfläche als auch in großen Tiefen. Der Keimgehalt der Oberfläche ist aber örtlich sehr verschieden und schwankt pro ccm zwischen 0 und 29,400. Als Durchschnitts-Keimgehalt wird die Zahl 1083 angegeben.

Im allgemeinen ist der Keimgehalt an der Oberfläche des offenen Ozeans ein geringer. Fischer berechnet die Menge der Bakterien in der oberen 200-Meterschicht mit 785,000 Keimen pro Liter. Von 200 m Tiefe abwärts vermindert sich der Keimgehalt erheblich, nur bei auffallend geringem Keimgehalt der Oberfläche können noch in Tiefen von 200—400 m größere Bakterienmengen angetroffen werden. Nach den Ergebnissen der Planktonexpedition können aber Bakterien

Digitized by Google

noch sicher in 800—1100 m Tiefe planktonisch vorkommen, und dem Bakteriologen der Valdivia-Expedition gelang der Nachweis, „daß sowohl das Tiefenwasser, wie auch die Grundproben — selbst noch in großen Tiefen — Bakterien enthalten" (Chun).

An der Küste scheint der Keimgehalt in der Tiefe immer bedeutend größer zu sein als knapp an der Oberfläche. Bei Dröbak fand Schmidt-Nielsen an der Oberfläche einen durchschnittlichen Keimgehalt von nur 26 pro ccm, in 25 m Tiefe betrug er im Maximum 420.

Als Wohngebiet des gesamten übrigen Phytoplanktons können wir die oberen Meeresschichten bis etwa zu 200 m Tiefe betrachten.

Die Schizophyceen scheinen vielfach direkt an der Meeresoberfläche am üppigsten zu gedeihen, kommen aber nach Wille auch noch in Tiefen von wenigstens 200 m vor.

Von der vertikalen Verteilung der Diatomeen und Flagellaten im Mittelmeer möge die folgende Tabelle eine Vorstellung geben. Lohmann fand im Mai 1901 vor Syracus in 1 Liter Wasser:

Tiefe in m	Soeletonema costatum	Chaetoceras sp.	Thalassiothrix nitzschioides	Synedra holsatiae	Asterionella spatulif.	Naviculinen	Nitzschia closterium	Nackte Chrysomonadinen	Coccolithophoriden	Euglenineu	Silicoflagellaten	Gymnodiniaceen	Prorocentraceen	Peridiniaceen	Ceratium	Peridinium	andere Formen
0	—	—	348	v[1]	—	4	4	76	176	—	—	640	12	44	8	8	28
20	—	6	400	v	—	4	12	120	308	4	—	408	—	12	4	—	8
50	8	206	3116	—	16	96	76	216	2980	40	4	860	8	96	4	84	8
77	96	84	2108	v	924	68	192	168	368	—	44	360	4	16	—	12	4
155	40	38	896	92	20	8	24	36	16	—	—	60	—	—	—	—	—
230	—	19	653	7	—	39	13	80	50	—	—	73	—	—	—	—	—
431	—	—	230	2	—	—	2	—	2	—	—	6	—	—	—	—	—
631	8	—	156	4	—	—	—	—	—	—	—	4	—	4	—	—	—

1) v = vorhanden.

Wir ersehen aus dieser Tabelle die Regelmäßigkeit der Verteilung der erwähnten Phytoplanktonten, den Reichtum an Individuen zwischen 20 und 80 m, die langsame Abnahme gegen die Oberfläche und die rapide Abnahme zur größeren Tiefe hin.

Auch Schröder, der das Phytoplankton des Neapler Golfes untersuchte, vermutet, „daß das Hauptverbreitungsgebiet der Bacillariaceen im Sommer nicht in den oberflächlichen Schichten des Meerwassers im Golf aufzusuchen ist".

Anders liegen die Dinge in den kalten Meeren der höheren Breiten. In der Nordsee zeigen vor allem die Peridineen, in zweiter

Digitized by Google

Linie aber auch die Diatomeen ein starkes Vordrängen in die oberflächlichen Schichten. Apstein fand auf den Terminfahrten des „Poseidon“ im November 1903 an einzelnen Stationen in der Nordsee folgende Zahlen:

Station	3			4			5	
m	0—5	5—35	35—71	0—5	5—64	64—84	0,5	5—60
Chaetoceras. . . .	12	8,3	12,1	4	—	0,3	25,6	2,2
Rhizosolenia . . .	190	10	10,4	2	0,2	0,8	14	3
andere Diatomeen .	232	15,5	4,4	3,4	0,2	1,2	6,3	0,3
Ceratium	1679	292	125	1869	151	44	886	138
andere Peridineen .	96	17	9	125	8	11,2	67	14
alle Pflanzenzellen .	2209	343	161	2003,4	159,4	57,5	999	157,5

Station	6			7		8			
m	0,5	5—75	75—98	0,5	5—270	0—5	5—80	80—150	150-351
Chaetoceras. . . .	52000	2458	4	41130	676	56600	2709	43	10
Rhizosolenia . . .	2253	253	0,1	459	53,5	3501	80	0,5	0,5
andere Diatomeen .	2848	183	3,2	9544	16	3891	120	5	2
Ceratium	1059	213	27	1904	23,6	1562	86	2,9	0,6
andere Peridineen .	151	8,6	12,3	80	1,2	144	8,5	0,9	0,7
alle Pflanzenzellen .	58311	3115,6	46,6	53117	770,3	59698	3003,5	52,3	13,8

In der Ostsee wurde aber bisweilen mehr Plankton in der Tiefe als in den oberen bzw. mittleren Schichten angetroffen. In solchen Fällen war immer stärker salziges Wasser von salzärmerem Wasser überlagert. „Überhaupt fällt in der Ostsee die Abhängigkeit der Planktonorganismen vom Salzgehalt sehr auf. So zeigte sich z. B. im Mai 1903, daß die meisten *Chaetoceras*-Arten, ebenso wie *Rhizosolenia*, *Cerataulina* und *Guinardia* sich nur in Wasser von mehr als 15 ‰ Salzgehalt hielten, während *Chaetoceros danicum* und *bottnicum* vornehmlich in schwächer salzigem Wasser lebten“ (Brandt).

Wir werden trotzdem nicht fehlgehen, wenn wir im allgemeinen in den Nordmeeren die obersten Wasserschichten als das eigentliche Habitat des gesamten Phytoplanktons ansehen. „Die Tiefe dieser Schichten variiert etwas nach den Jahreszeiten; im Anfang des Sommers sind die von den Algen belebten Schichten sehr dünn, nur etwa 20 m tief; je mehr aber die Erwärmung sich gegen die Tiefe fortpflanzt, desto gleichmäßiger wird das Plankton verteilt, und im Herbst kann man noch in 60—80 m Tiefe eine nicht zu kleine Menge pelagischer Algen finden“ (Gran).

Über die vertikale Verteilung des Phytoplanktons in der Antarktis verdanken wir Karsten genauere Daten. Nach diesen enthält die obere Schicht von 200 m fast allein die Hauptmasse der lebenden

Digitized by Google

Pflanzen, und zwar nimmt bis zu 40 m Tiefe die Masse dauernd zu, sie bleibt von 40—80 m Tiefe auf der maximalen Höhe stehen und fällt dann rasch ab. Die obersten Schichten zeigen interessante qualitative Unterschiede: die oberste 60 m-Zone (Oberflächen-Phytoplankton) beherbergt alle *Chaetoceros*- und *Rhizosolenia*-Arten, alle pelagischen Naviculoiden und Nitzschioideen. Südlich vom 50.° S. B. sind die obersten 20 m planktonarm, die Chromatophoren der Diatomeen in Systrophe, ja selbst bis 40 m Tiefe ist das Plasma noch bisweilen kontrahiert."

In der darunter, von 60—200 m Tiefe liegenden Schicht (Tiefenplankton), gelangen die Coscinodiscoideen zur Vorherrschaft. Charakteristisch für diese Schicht ist weiters noch das Zurücktreten der Massenentwicklung und die Vereinigung außerordentlich zahlreicher, verschiedener Arten in stets nur wenigen Individuen.

Die absterbenden Zellen dieser beiden oberen Schichten fallen nun wie ein dichter, anhaltender Regen in größere Tiefen, sind aber noch bis zirka 400 m Tiefe mit zahlreichen lebenden Elementen vermischt, doch nimmt der Prozentsatz der letzteren dauernd ab. Ebenso wird die Dichtigkeit des fallenden Leichenregens nach und nach geringer. So wird man in weiteren Tiefen stets weniger von den Resten des Oberflächen-Phytoplanktons nachweisen können; sie werden eben teils von der Menge der Konsumenten verbraucht, teils erfolgt schon während des äußerst langsam verlaufenden Sinkprozesses ihre völlige Auflösung. Nur mit besonders mächtigen Zellwänden ausgestattete Formen der obersten Schichten erweisen sich als widerstandsfähig. So fand Karsten die dicken Schalen von *Chaetoceros radiculum* Castr. in der Antarktis noch in Grundproben aus 5502 m unverändert wieder, während Schalen der *Corethron*-Arten schon in 600—700 m vollständig aufgelöst sind.

Schimper hat vor Jahren schon darauf aufmerksam gemacht, daß im tropischen Atlantik unter einer qualitativ mit den Meeresströmungen wechselnden Planktonflora der oberen 80 m-Schicht ein eigenartiges, gut charakterisiertes Phytoplankton die folgende 20 m-Schicht (d. i. also zirka von 80—100 m Tiefe) belebt. Diese „Schattenflora" oder „dysphotische Vegetation", welche die intensive Belichtung und hohe Temperatur des Oberflächenwassers scheut, besteht einerseits aus einer kugeligen, einzelligen, mit grünen Chlorophyllkörnern ausgestatteten Alge, *Halosphaera viridis* (Farbentafel Fig. 5), andererseits aus zwei Arten der Gattung *Planctoniella* (Fig. 100, S. 194) und endlich aus einer mit relativ dickem Kieselpanzer ausgestatteten Diatomee aus der Gattung *Coscinodiscus* (Fig. 91, S. 190); sie alle

Digitized by Google

scheinen normalerweise nicht unterhalb 300 m, wo für unser Auge bereits Dunkelheit herrscht, hinabzusteigen (Chun).

Ähnlich ist nach Karsten die vertikale Verteilung des indischen Phytoplanktons. Auf die ganz oberflächlich lebenden leichten *Ceratium*-Formen und Schizophyceen folgen die *Rhizosolenia*-Ketten (*R. semispina, alata, styliformis* u. a.), *Chaetoceras*- und *Bacteriastrum*-Kolonien, alsdann die kompakteren Peridineen (wie *Ceratium tripos sectio rotunda*, *Amphisolenia* usw.), die großzelligen Rhizosolenien *(castracanei, squamosa* usw.*)* und *Chaetoceras bacteriastroides, buceros* u. v. a. Die *Pyrocystis*-Arten ebenso wie *Ornithocercus, Ceratocoryx* usw. scheinen an keine Höhenlage gebunden zu sein. So steigert sich die Ansammlung von der Oberfläche bis zu ca. 60, 80 und 100 m. Durch Zurückbleiben der oberflächlichen Arten entsteht bisweilen ein Rückschlag an Masse, bevor die Schattenflora aus *Planctoniella, Valdiviella, Coscinodiscus, Antelminellia* und *Halosphaera* einsetzt und bis ca. 150 m durchschnittlich, bisweilen 200 m, eine ziemlich dichte Vegetation bildet.

Dann nehmen ihre Zellen langsam an Häufigkeit ab, bis zirka 400 m; nur farblose *Peridinium*-, *Phalacroma*- und *Diplopsalis*-Zellen gehen noch weiter in die Tiefe.

Im antarktischen Gebiet ist von einer Schattenflora wenig wahrzunehmen, „zumal da auch ein charakteristischer Vertreter, nämlich die Gattung *Halosphaera*, mit dem Eintritt in das Kaltwasser fehlt" (Chun). Immerhin verrät sich die Herrschaft einer dysphotischen Vegetation auch hier zwischen 80—200 m Tiefe, indem in ihr viele eigenartige Diatomeenspezies auftreten, die fast jedem Schließnetzzug ein gewisses Lokalkolorit verleihen. Chun vermutet, daß an der Oberfläche die ständigen schweren Weststürme und der hohe Seegang eine mehr gleichmäßige Verteilung der ihr eigentümlichen Diatomeen verursachen, während in den ruhigeren, tieferen Zonen der dort vorkommenden Flora reichlichere Gelegenheit zur Ausbildung von Lokalfloren geboten ist.

Anders in den Nordmeeren. Für die wärmsten Teile des Gebietes, entlang der norwegischen Küste („Tripos-Region"), stellte Gran folgendes fest: „Die einzigen Arten, die in bedeutender Menge auftreten können, sind *Halosphaera viridis* samt *Coscinodiscus*-Arten und anderen ähnlich gebauten Diatomeen, die wahrscheinlich mit viel schwächerem Lichte auskommen können als die zarteren Formen wie *Chaetoceras* und *Rhizosolenia*; man könnte an eine „Schattenflora" im Sinne Schimpers denken, der im tropischen Atlantischen Ozean dieselben Gattungen in den tieferen Schichten vorherrschend fand; im

Digitized by Google

nordischen Winter leben sie selbstverständlich nahe der Meeresoberfläche, wo die Lichtintensität doch relativ gering ist."

Faßt man die bisherigen Resultate bezüglich der vertikalen Verteilung des marinen Phytoplankton zusammen, so lehren sie, daß die Planktonflora nur auf eine außerordentlich dünne, oberflächliche Schicht von etwa 200 m angewiesen ist und unterhalb 400 m völlig schwindet.

Die Diatomeen und die sonstigen niederen pflanzlichen Organismen bedürfen des Lichtes für ihre assimilatorische Tätigkeit, und wir werden erwarten, daß sie sich vor allem in den oberflächlichen Schichten anstauen werden. Unter den Peridineen sind aber nicht wenige, wie z. B. *Peridinium divergens*, wegen des Mangels der Chromatophoren unfähig, aus den vom Seewasser absorbierten und in ihm enthaltenen anorganischen Bestandteilen, vornehmlich aus Kohlensäure- und Stickstoffverbindungen unter der Einwirkung des Sonnenlichtes ihren Zelleib aufzubauen: sie sind nach der heute herrschenden Anschauung auf organische Kost angewiesen, und wir werden daher allein aus diesem verschiedenen Grade der Abhängigkeit vom Sonnenlicht uns eventuelle Verschiedenheiten in der vertikalen Verteilung der einzelnen Phytoplanktonten erklären können. Es wird uns nicht wundern, wenn wir die nicht assimilierenden Peridineen noch in erheblicheren Tiefen reichlich antreffen werden als die Hauptmasse der Diatomeen.

Aber auch die Temperatur ist nicht ohne Einfluß auf die Tiefenausbreitung des Phytoplanktons. Nach den Untersuchungen von Gran, Schütt und Vanhöffen können wir im allgemeinen die Peridineen als Warmwasserformen, die Hauptmasse der Planktondiatomeen als Kaltwasserformen bezeichnen. Wenn wir in den warmen Meeren namentlich zur Sommerzeit die Hauptmenge des Phytoplanktons nicht in den oberflächlichsten Schichten, sondern in einigen Tiefen angesammelt finden, so haben wir das ohne Zweifel auf Rechnung der allzu hohen Temperaturen des Oberflächenwassers zu setzen.

Endlich ist auch, wie schon angedeutet, der verschiedene Salzgehalt auf die Tiefenausbreitung der Planktophyten nicht ohne Einfluß. Dem durch die Schmelzwässer der Eisberge und Eisfelder bedingten, geringeren Salzgehalt der Oberflächenschicht ist es wohl zuzuschreiben, wenn in den Polarmeeren das Phytoplankton erst in einer Tiefe von 40—80 m am reichlichsten vorhanden ist. Nach Apstein lassen sich die Peridineen der Ost- und Nordsee in ihrer vertikalen Ausbreitung mehr durch das Licht als durch den Salzgehalt beeinflussen, für die Diatomeen aber fällt die Abhängigkeit vom Salzgehalt mit der vom Licht zusammen.

Digitized by Google

Unter den Protozoen sind wir gegenwärtig wohl am besten über die vertikale Verteilung der Radiolarien unterrichtet und unter diesen am genauesten über die bathymetrische Schichtung der Acanthometriden und Tripyleen. Nach den neueren Untersuchungen von Popofsky, Haecker, Borgert und Immermann können wir diesbezüglich in den warmen Meeren folgende drei Schichten unterscheiden:

1. Eine Oberflächenschicht von 0—400 m; in ihr leben die Acanthometriden, da sie als Warmwassertiere die kälteren Tiefentemperaturen nicht ertragen. Im Atlantik fand die Planktonexpedition die letzten Exemplare aber doch noch in einem Schließnetzfang aus 650—850 m bei 9,4° Tiefentemperatur. Noch tiefer gehen die Acanthometriden im Mittelmeer, so bis 1200 m bei Bocca grande (Neapel) wegen des dort bekanntlich wärmeren Tiefenwassers. Im hohen Norden sinken sie so wie das Phytoplankton im Sommer wegen des oberflächlich lagernden Schmelzwassers etwas in die Tiefe, um erst im Herbst, wenn dieses abfließt, an die Oberfläche zu steigen — eine Erscheinung, die zuerst von Vanhöffen im Karajakfjord auf Grönland beobachtet wurde.

Haecker möchte diese Oberflächenschicht noch unterteilen in

a) eine Collidenschicht von 0—50 m, in der Tripyleen fast vollkommen fehlen, Colliden aber als Leitformen zu betrachten sind,

b) eine Challengeridenschicht, von 50—400 m, wegen der für diese Tiefen charakteristischen Challengeriden so genannt.

2. Eine mittlere Schicht, die Tuscarorenschicht Haeckers, erstreckt sich in den wärmeren Meeren von 400—1500 m, in der Antarktis aber von 150—1500 m; in ihr hält sich die Hauptmasse der großen Radiolarien auf, so von den Aulacanthiden Arten der Gattung *Aulographis*, *Auloceros*, *Aulospathis*, von der bekannten *Aulacantha scolymantha* die Riesenform der Tiefe (s. Fig. 158b, S. 235) var. *bathybia*, ferner große Castanelliden und Medusettiden. Als Leitformen dieser mittleren Schichten haben wir in den wärmeren Meeren die großen Tuscaroren und Vertreter der Gattung *Coelodendrum* (nach Brandt, Lo Bianco, nach Haecker speziell *C. furcatissimum*), in der Antarktis nach Haecker *Coelechinus wapiticornis* anzusehen.

Auch diese Zone läßt sich noch weiter unterteilen. Haecker unterscheidet:

a) eine Pandoraschicht, von 400—1000 m nach der Leitform *Aulographis pandora*,

b) eine Aulospathisstufe von 1000—1500 m, für die zwei *Aulaspathis*-Arten charakteristisch sind.

3. Eine dritte, die Tiefen- oder Pharyngellenschicht end-

Digitized by Google

lich reicht von 1500—5000 m und beherbergt einige hochspezialisierte, große Challengeriden, wie *Challengeron naresi*, Arten der Gattung *Porcupinia, Porospathis, Conchopsis* und *Pharyngella gastrula.*

Unter den Coelenteraten scheinen die craspedoten Medusen ausschließlich den oberflächlichen Wasserschichten anzugehören, wenn sie sich auch gelegentlich in tiefere Schichten zurückziehen können (Maas).

Allerdings hat gerade die Valdivia-Expedition einige bisher unbekannte Formen ausschließlich in der Tiefe erbeutet, wie z. B. die trachyline *Colobonema sericeum* Vanh., die im tropischen Atlantik und Indik meist unterhalb 900 m Tiefe gefangen wurde; *Crossata brunnea* Vanh., *Halicreas papillosum* Vanh. wurden ebenfalls zuerst aus 1000 bis 4000 m Tiefe erlangt u. a. m. Unzweifelhafte Tiefseemedusen treffen wir aber jedenfalls unter den Acraspeden an, so als bekannteste die Arten der Gattung *Periphylla* und *Atolla*, obgleich A. Agassiz gerade diese beiden in der oberen 100 Faden-Zone während seiner letzten Reise im Pazifik antraf.

Echte Tiefseeformen gibt es weiter auch unter den Siphonophoren (z. B. *Bathyphysa*) und Ctenophoren; Vertreter der ersteren waren es ja, die, wie wir schon in der Einleitung des Buches erwähnten, mit der Lotleine der Korvette „Gazelle" aus großen Tiefen zufällig ans Tageslicht gelangt, das Vorhandensein einer pelagischen Tiefseefauna ahnen ließen, die ersten sicheren Nachrichten über Ctenophoren der Tiefsee aber brachte uns erst 25 Jahre später die deutsche Tiefseeexpedition, die im Indik und Atlantik Martensien aus großen Tiefen erbeutet hatte.

Aus leichtbegreiflichen Gründen werden die planktonischen Larvenformen der Litoralfauna sich zumeist in den obersten Wasserschichten aufhalten, doch scheint ihnen hier von der Natur ein weiter Spielraum zur Verfügung gestellt worden zu sein. Van Beneden berichtet z. B., daß die Larven des bekannten *Cerianthus membranaceus* zwischen 0—400 m zu leben vermögen. Während weiters bisher sämtliche Echinodermenlarven für „superfiziell — planktonisch" gehalten wurden, scheint nach Köhler und Vaney in *Stellosphaera mirabilis* eine bathypelagische Asteridenlarve vorzuliegen.

Unter den Annelidenlarven sollen nach Haecker die jungen Polynoiden das Küstengebiet meist nicht außerhalb der Tiefenlinie von 200 m verlassen. Die echt planktonischen Anneliden dagegen können bis in erhebliche Tiefen hinabsteigen. Bemerkenswert ist nach Reibisch das Vorkommen von *Pelagobia* in größeren Tiefen und zwar bis zu 1500—1700 m. „Die niedrigste Temperatur, bei der *Pelagobia*

Digitized by Google

beobachtet wurde, beträgt 4,7° C und zwar bei einer Tiefe von 1300 bis 1500 m in der Sargassosee." Während weiter die Fundorte der *Tomopteris helgolandica* Greef mit wenigen Ausnahmen auf flachem Wasser liegen, wurden andere Tomopteriden von Chun und Lo Bianco im Mittelmeer je nach der Jahreszeit in einer breiten Zone von der Oberfläche bei 1300 m Tiefe erbeutet, ja Lo Bianco bezeichnet *Tomopteris* geradezu als eine „für das Tiefseeplankton typische Gattung", während sie Schwartz ein zonar, in 150—200 m vorkommendes Tier nennt.

An besondere Tiefen scheinen einige Chaetognathen angepaßt zu sein. *Sagitta whartoni* lebt nach Fowler im Faröer-Kanal in einer Zone 100 Faden unter der Oberfläche und 100 Faden über dem Meeresboden, *S. bipunctata* scheint die oberflächlichsten Schichten zu bevölkern, andere Arten gehören der Tiefsee an.

Unter den Crustaceen beanspruchen die Copepoden auch in dieser Frage das größte Interesse. Sie bevölkern das Meer fast ausnahmslos in allen seinen Schichten bis in die größten Tiefen. Die Valdivia-Expedition erbeutete eine lebende *Euchirella venusta* noch in einem Schließnetzfang aus 4600—4950 m. Nach unseren bisherigen Erfahrungen über die so charakteristischen Größenunterschiede der in den oberflächlichen Meeresschichten und in der Tiefsee lebenden Zooplanktonten dürfen wir allein schon aus der auffallenden Größe einer stattlichen Anzahl von Copepoden, die bisher nur mit offenen Vertikalnetzen aus größeren Tiefen erlangt werden konnten, schließen, daß sich auch unter dieser Gruppe echte Tiefseeformen vorfinden. Damit steht nicht in Widerspruch, daß es Arten gibt, die ohne Zweifel in allen Schichten zu existieren vermögen, also euryplethar (nach Giesbrecht) oder pamplanktonisch (Lo Bianco — Haecker) bzw. eurybath (Dahl) sind, z. B. *Calanus finmarchicus* nach Fowlers Untersuchungen im Faröer-Kanal und den Ergebnissen der Valdivia-Expedition, die diese Form einmal in einem Schließnetzfang (St. Nr. 172) aus 1600—1850 m Tiefe erbeutete. Ihnen stellt Giesbrecht solche Arten gegenüber, die sich nur in der Nähe der Oberfläche finden und die er stenoplethare Tiere nennt.

Dahl möchte nach den Ergebnissen der Planktonexpedition folgende drei Regionen unterscheiden, „die je ihre charakteristischen Arten beherbergen".

1. Eine Oberflächenregion von 0—100 bzw. 200 m Tiefe; sie wird hauptsächlich von Arten der Gattung *Calanus*, *Paracalanus*, *Calocalanus*, *Centropages* und *Corycaeus* bevölkert.

2. Eine mittlere Region von 200—1000 m Tiefe. Arten der

Digitized by Google

Gattungen *Gaetanus, Scolecithrix* usw. sollen für diese Zone charakteristisch sein.

3. Eine Tiefenregion von 1000 m abwärts: in ihr leben *Heterorhabdus-*, *Augaptilus-*, *Euchirella*-Arten u. dgl.

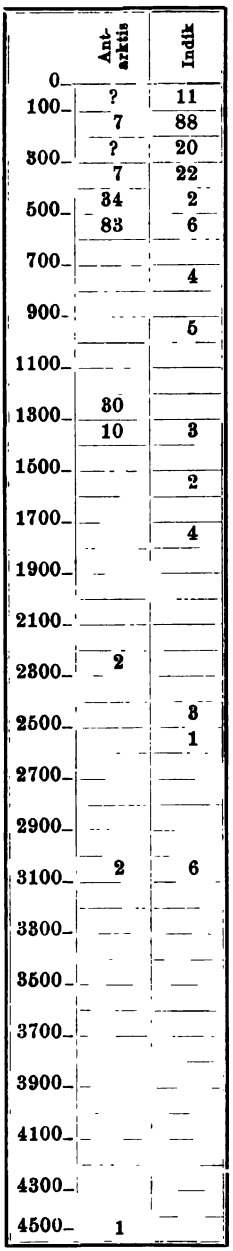
Doch fehlt es nicht an Formen, welche der ersten und zweiten oder der zweiten und dritten gemeinsam sind, und nur aus genauen statistischen Untersuchungen läßt sich dann feststellen, in welcher der Regionen sie in größter Menge vorkommen. Jedenfalls ist die Tiefenausbreitung einzelner Formen größer, als man ursprünglich vermutete. So steigt *Anomalocera patersoni* nach Wolfenden im Nordatlantik bis 750 m abwärts, von der „Valdivia" wurden im Südatlantik noch unter 1000 m zwei *Copilia hendorffi* gefischt; *Paracalanus* und *Acartia*-Arten, die Dahl der ersten Zone zurechnet, fand Wolfenden im Nordatlantik noch bis zirka 2000 m Tiefe.

Zur Erklärung dieser Verschiedenheiten werden wir wohl in erster Linie die übereinander wegfließenden Strömungen heranziehen müssen, die bedingen, daß z. B. Oberflächenformen der kalten Polarmeere in niederen Breiten zugleich mit dem Kaltwasser in tiefere Regionen absinken. So erklärt schon Dahl das Vorkommen des nordischen *Calanus finmarchicus* in der Tiefe der Sargassosee. Es möge bei dieser Gelegenheit aber ausdrücklich hervorgehoben werden, daß deswegen noch keineswegs von einer artlichen Gleichheit der polaren Oberflächentiere und der Tiefseecopepoden warmer Meere gesprochen werden kann. Vielmehr geht aus den Fangergebnissen der Expeditionen hervor, daß nur jene Formen einer universellen Verbreitung fähig sind, welche auch im Norden in größere Tiefen hinabzugehen pflegen (Dahl).

Über die Quantität der in den verschiedenen Tiefenregionen lebenden Copepoden ist noch wenig bekannt. Fowler gibt auf Grund seiner obenerwähnten Fänge im Faröer-Kanal folgende Zusammenstellung, wobei die Zahlen die Prozente der Fänge über- bzw. unterhalb der 100 Fadenlinie anzeigen (Epi- und Mesoplankton; s. S. 370)

Calanus finmarchicus . .	Epipl.	88,2 %	Mesopl.	100,0 %
Eucalanus attenuatus . .	„	17,6 %	„	46,1 %
Euchaeta norvegica . . .	„	11,7 %	„	76,9 %
Metridia longa	„	23,5 %	„	69,2 %
Pleuromamma abdominale	„	5,8 %	„	61,1 %
Acartia clausi	„	35,2 %	„	15,3 %
Temora longicornis . . .	„	35,2 %	„	0,0 %

Digitized by Google



Wolfenden fand im Nordatlantik die größte Anzahl in einer mittleren Region von zirka 400 bis 1000 m Tiefe, während nach Dahl die zahlreichsten Arten in der Nähe der Oberfläche bei etwa 100—200 Tiefe leben sollen.

Während wir die marinen Cladoceren und die Larven der Cirripedien wohl mit Sicherheit als ausschließliche Bewohner der oberen Wasserschichten ansehen können, dürften unter den Ostracoden sich zweifellos echte Tiefseeformen vorfinden. Vávra weiß allerdings von den Ostracoden des „National" nur zu berichten, daß die Halocypriden Oberflächentiere seien. Die „Valdivia" aber brachte in der Antarktis noch mit einem Schließnetzfang aus 4400—5000 m Tiefe Ostracodenlarven, mit einem Fang aus 2700—3300 m *Conchoecia mamillata* empor. Immerhin sind so große Tiefen nur dünn bevölkert, und die Ostracodenzahl nimmt nach oben beständig an Zahl zu, um in einer Schicht von zirka 200—1000 m unter der Oberfläche das Maximum zu erreichen. Über 100 m nimmt, wie G. W. Müller erwähnt, die Dichtigkeit wieder ab. Nicht selten wurden in der obersten 100 m-Schicht überhaupt keine Ostracoden erbeutet.

Vergleichen wir die Durchschnittszahlen der mit den Schließnetzen in den einzelnen Tiefseeschichten von 100 m Höhe im Indik und in der Antarktis gefangenen Ostracoden, so ergibt sich auf Grund der nebenstehenden Tabelle ungefähr folgendes:

In der Antarktis erreicht die Dichtigkeit jedenfalls erst unter 500 m ihr Maximum, während im Indik schon zwischen 100 und 200 m die größte Dichte erreicht wird.

Was die einzelnen Gattungen und Arten anlangt, so leben die Mehrzahl der Conchoecien in den oberflächlichen Schichten von wenigen hundert Metern und verirren sich nur ausnahmsweise in größere Tiefen, einige Formen, wie *Conchoecia caudata*, scheinen mittlere Tiefen, von etwa 400—800 m zu bevorzugen,

Digitized by Google

wieder andere endlich dürften als echte Tiefseeformen anzusprechen sein, so *Archiconchoecia cucullata* (von 900 m ab) und *Halocypris cornuta* var. *dispar*.

Einige Ostracoden sind jedenfalls euryplethar. Müller erwähnt z. B., daß *Halocypris inflata* von 0 bis unterhalb 2700 m vorkommt.

Unter den Amphipoden scheint die Hauptmasse der Hyperiden in 0—400 m Tiefe sich aufzuhalten (Vosseler), doch fehlt es auch nicht an echten Tiefseeformen. Woltereck nennt die Lanceoliden „eine ausgesprochen bathypelagische Tiergruppe" und *Thaumatops* einen pelagischen Tiefseebewohner, der aber gelegentlich, vielleicht zu bestimmten Zeiten, der Oberfläche nahekommt; die obere Grenze des normalen Vorkommens dürften wir innerhalb der Dämmerungszone (Schattenflora Schimpers) vermuten. Selbst die bekannten Phronimiden wurden gelegentlich schon in bedeutenderen Tiefen aufgefunden.

Daß für die richtige Beurteilung der bathymetrischen Verteilung der Schizopoden das Studium ihrer Augen manchen wichtigen Fingerzeig geben kann, wurde schon früher (s. S. 327) hervorgehoben. Während die Mysideengattung *Siriella* an die Oberfläche gebunden ist, deutet schon der Bau der Augen bei den Gattungen *Euchetomera*, *Arachnomysis*, *Caesaromysis* und *Brutomysis* nach Chun darauf hin, daß diese Formen auf dunkle Regionen angewiesen sind und nur selten an die Oberfläche geraten. Ebenso wurde *Echinomysis chuni* nach Illig in der Antarktis nur aus größeren Tiefen mittels des Vertikalnetzes zutage gefördert.

Unter den Euphausien fällt *Euphausia* selbst besonders durch ihre „bathymetrische Energie" auf, indem sie von der Oberfläche bis zu beträchtlicher Tiefe hinabsteigt.

Für die Gattung *Thysanopoda* ist ein Absteigen in größere Tiefen durch die Befunde des „Albatroß" und „National" wahrscheinlich gemacht, und *Bentheuphausia* nennt Hansen eine richtige Tiefenform.

Auch *Nematoscelis* und *Stylocheiron* werden wir als typische Tiefenbewohner anzusehen haben, wenn sie auch unter gewissen Umständen an der Oberfläche erscheinen.

Daß selbst die altertümliche Gruppe der Phyllocariden einen echt bathypelagischen Vertreter besitzt, geht aus den Funden der *Nebaliopsis typica* G. O. Sars hervor, die bisher vom „Challenger", „Antarctic" und von der „Valdivia" durchaus in tieferen Schichten freischwimmend gefunden wurde.

Die planktonischen Decapoden aus der Familie der Sergestiden

Digitized by Google

hielt man früher für Oberflächenformen, doch trifft dies wohl nur für die jüngeren Stadien zu, während die erwachsenen Tiere offenbar größere Tiefen bevorzugen. Daraus erklärt sich auch, daß z. B. noch vor zirka 10 Jahren von den ungefähr 60 bis dahin beschriebenen Arten nur ein Drittel auf Grund erwachsener Exemplare aufgestellt werden konnten (Hansen).

Chun nennt heute die Sergestiden „recht charakteristische Vertreter der pelagischen Tiefenfauna" und erbeutete einen Vertreter derselben sogar in einem Schließnetzfang aus 4000—5000 m Tiefe. Das Vorkommen des *Leucifer* scheint aber doch auf die oberflächlichsten Schichten beschränkt zu sein.

Als echt bathypelagische Decapoden haben wir dagegen anzusehen einige Vertreter der *Eucyphidea (Acanthephysa, Systellaspis, Hoplophorus, Notostomus* usw.) und der *Eryonidea* (dahin der kugelig aufgeblasene *Eryoneicus*). Nicht wenige der hierher gehörenden Krebse hielt man ursprünglich für benthonische Grundformen, und erst die Fischzüge der „Valdivia" und der Jacht „Princesse Alice" des Fürsten von Monaco brachten den Beweis, daß wir bathypelagische Formen vor uns haben.

Die Decapodenlarven endlich kommen nach Ortmann sowohl an der Oberfläche als auch in einiger Tiefe vor und Ähnliches dürfte wohl auch von den meisten Molluskenlarven gelten.

Unter den erwachsenen Mollusken verraten sich schon durch ihre Farblosigkeit die tauchfähigen und in größere Tiefen absinkenden Formen *(Phyllirhoë)*.

Genaue Daten über die vertikale Verteilung der Pteropoden geben uns Meisenheimer und Schiemenz. Danach haben wir es mit typischen Bewohnern des Oberflächenwassers zu tun, wenn auch die Pteropoden nicht gerade sonderlich knapp an der Oberfläche weilen. Die National-Expedition fing sie fast nie unterhalb der obersten 200 m-Schicht.

Die „Valdivia" fand, „daß bis mindestens 250 m Tiefe noch eine ganze Reihe von Pteropoden anzutreffen sind, die wir von der Oberfläche kennen", und jugendliche Gymnosomen gehen sogar bis in 1600 m Tiefe; aber auch sie sind typische Oberflächenformen und zeigen aufs deutlichste, bis zu welch bedeutenden Tiefen ein Austausch mit der Oberfläche stattfinden kann. Im allgemeinen gehen aber, selbst im gleichmäßig warmen Mittelmeer, Pteropoden nicht unter 1000—1200 m Tiefe, und spezifische Tiefseeformen fehlen nach Meisenheimer durchaus. In Tiefen von 1600—3000 m werden nur noch leere, aber wohlerhaltene Schalen gefischt. Nach Pelseneer ist aber

Digitized by Google

3600 m zugleich die äußerste Grenze, bis zu welcher solche Schalen erhalten bleiben können, da der zunehmende Kohlensäuregehalt des Meerwassers verbunden mit dem enormen Druck in diesen Tiefen sehr bald eine Auflösung der dünnen Kalkschalen herbeiführen muß.

Ausgesprochene Tiefenformen finden wir unter den pelagischen Cephalopoden. Wir erwähnen nur die zarten, durchsichtigen Cranchiaden.

Bezüglich der Tiefenausbreitung der Tunicaten verdanken wir zunächst dem besten Kenner der Appendicularien, Lohmann, genaue Aufschlüsse über diese Gruppe. Die quantitativen Fänge des „National" haben ergeben, daß unterhalb 200 m nur sehr wenig Appendicularien vorkommen, nämlich in einer Wassersäule von 3000—200 m weniger als $^1/_{10}$ der oberhalb 200 m im Durchschnitt vorkommenden Individuen. Nur in der Sargassosee fanden sich unter 200 m noch sehr erhebliche Mengen von Appendicularien, welche sogar die Bevölkerung der obersten 200 m an Stärke übertraf. Weiters ergab sich, daß innerhalb der obersten 200 m-Schicht nicht etwa die knapp unterhalb des Wasserspiegels gelegene Zone am reichsten bevölkert ist, sondern daß sich die Appendicularien etwas tiefer in größter Dichte anzusammeln pflegen.

Die einzigen unzweifelhaften Tiefseeappendicularien gehören den Gattungen *Megalocercus* und *Bathochordaeus* an.

So wie die Appendicularien dürften auch die Pyrosomen den großen ozeanischen Tiefen größtenteils fehlen. Lo Bianco und Seeliger meinen, daß kleine Pyrosomen etwa 200 m unter der Oberfläche schwimmen, im Mittelmeer können sie allerdings aus der uns schon bekannten Ursache immerhin noch in größeren Tiefen vorkommen. Die Trawlfänge der „Valdivia" im Indik, die bisweilen einen „Brei rötlicher Pyrosomen" an die Oberfläche beförderten, lassen allerdings die Möglichkeit zu, daß auch einzelne Feuerwalzenspezies in ihrem Vorkommen auf größere Tiefen beschränkt sind.

Den Doliolen aber dürften echte Tiefenformen fehlen. Einzelne Arten wurden während der Planktonexpedition noch in etwa 1000 m, von der „Valdivia" gar in zirka 3000 m Tiefe gefischt. Es scheint, als ob die Ammen befähigt wären, größere Tiefen mit niederen Temperaturen aufsuchen zu können (Neumann). Auch die Salpen sind nach Apsteins Untersuchungen der vom „National" gesammelten Tiere in Tiefen unter 400 m nur selten zu finden; eine Ausnahme macht die von der „Valdivia" erbeutete *Salpa fusiformis forma echinata* (vielleicht auch *magelhanica?*), die als Kaltwasserform auch in größere Tiefen abzusinken vermag und von der genannten Expedition südlich von

Digitized by Google

Kapstadt auch tatsächlich noch in einem Schließnetzzug aus 1000 bis 1500 m gefangen wurde.

Die planktonischen Fischeier treiben nach Ehrenbaum meist in den oberflächlichen Wasserschichten, aber auch noch in Tiefen von 20—40 m und darüber; noch wenig erforscht sind jene, die über oder nahe dem Grunde flottieren, ähnlich wie gewisse Anneliden-larven.

In den Schließnetzfängen des „National", soweit sie in mehr als 200 m Tiefe ausgeführt wurden, kamen nach Lohmann nur zweimal Fischeier ins Netz: einmal im Guineastrom aus 390—190 m Tiefe und dann in der Irmingersee aus 1000—800 m Tiefe je zwei Eier; im letzteren Falle handelt es sich um das sog. „Zackenei" (von *Macrurus?*), das offenbar an eine Tiefe unter 100 m gebunden ist und nur Temperaturen unter 15° C zu vertragen scheint.

Wie sehr die Fischeier von den physikalisch-chemischen Eigenschaften des Wassers, in dem sie schweben, abhängig sind, lehren in überzeugender Weise die Ergebnisse der „Internationalen Meeresforschungen". Ehrenbaum und Strodtmann zeigten in Übereinstimmung mit älteren Angaben englischer Autoren, daß die Eier im allgemeinen das spezifische Gewicht des Wassers haben, in dem sie sich aufhalten, teilweise wohl auch ein wenig leichter sind. Das gilt namentlich von den frisch abgelegten Eiern. Im Laufe der Entwicklung des Embryos aber nimmt das spezifische Gewicht etwas zu, und man findet daher die älteren Eier auch zahlreicher in den tieferen Schichten der Nordsee; in der salzarmen östlichen Ostsee finden sich Fischeier nur noch an wenigen tiefen Stellen in den dort angehäuften salzreichen Wasserschichten über dem Boden. Auch die Strömungsverhältnisse spielen bei der vertikalen Verbreitung der Fischeier sehr wahrscheinlich eine bedeutendere Rolle, indem sie eine Übereinanderschichtung von Wasser verschiedenen Salzgehaltes bedingen.

Die Fischlarven finden wir ebenso wie die planktonischen Eier zumeist in den oberflächlichsten Wasserschichten, bald knapp unter dem Wasserspiegel, bald zugleich mit den ältesten Eiern etwas tiefer. Mit dem fortschreitenden Wachstum werden die künftigen Grundfische sich immer mehr zu ihren definitiven Wohnplätzen am Meeresgrunde niedersenken.

Das gilt nicht nur von den Grundfischen der Küstenregion, sondern auch sicher zum Teil wenigstens von den Fischen der Abyssalregion. Aus dem Umstande, daß sich das Augenpigment einer Anzahl von Tiefseefischen in der Jugend in Lichtstellung, im Alter

Digitized by Google

dagegen in Dunkelstellung befindet, schließt Brauer, daß diese Tiere ihre Entwicklung in den oberen belichteten Meeresschichten durchmachen und später erst die dunklen Regionen aufsuchen; für *Argyropelecus* ist dieses auch durch die Stufenfänge der Valdivia-Expedition bewiesen; für *Trachypterus* und *Macrourus* hat Lo Bianco gezeigt, daß die Larven dieser abyssalen Formen im Neapler Golf in den oberen, mehr oder minder belichteten Wasserschichten leben. Der Valdivia-Expedition gebührt weiter das Verdienst, den Nachweis erbracht zu haben, daß viele bisher für typische Grundbewohner gehaltene Formen eine bathypelagische (= pelagoabyssale) Lebensweise führen, so namentlich eine Anzahl von Tiefseeaalen und Lophiiden.

Nach Brauer würden wir mindestens unter den 126 unterhalb 400 m lebenden Fischgattungen mehr als die Hälfte, d. s. 66 Gattungen der pelagischen Fauna zuzurechnen haben. Eine strenge Scheidung in einzelne vertikale Zonen ist aber nicht möglich; doch leben von der Gattung *Cyclothone* (Farbentafel Fig. 11) zweifellos die stärker pigmentierten Arten in tieferen Schichten als die helle *C. signata*.

Speziell auf die antarktische pelagoabyssale Region scheinen nach den Ergebnissen der „Belgica" die Gattungen *Cryodraco*, *Gerlachea* und *Racovitzaia* beschränkt zu sein (Dollo).

* * *

Es hat nicht an Versuchen gefehlt, für die vertikale Verteilung des Planktons mehrminder allgemein gültige Schemen aufzustellen. Haeckel unterscheidet z. B. diesbezüglich folgende drei Arten von Plankton:

1. ein pelagisches Plankton, d. s. diejenigen aktiv oder passiv schwimmenden Tiere und Pflanzen, welche an der Oberfläche des Meeres schwimmend angetroffen werden, gleichviel ob sie sich nur hier oder zugleich in einer variablen Tiefe unterhalb derselben finden;

2. ein zonarisches Plankton; dahin gehören diejenigen Planktonten, welche nur in einer bestimmten Tiefenzone des Ozeans vorkommen und weder oberhalb derselben (an der Oberfläche der See), noch unterhalb (am Meeresboden) angetroffen werden; dahin gehören z. B. viele Phäodarien, Crustaceen und jene von Chierchia entdeckten Tiefsee-Siphonophoren, welche von ihm niemals höher als 1000 m unter der Oberfläche und niemals tiefer als 1000 m über dem Meeresboden angetroffen wurden. Das zonarische Plankton entspricht demnach beiläufig dem „Mesoplankton" Fowlers, das von

Digitized by Google

100 Faden unter der Oberfläche bis 100 Faden über dem Meeresboden leben soll;[1])

3. ein bathybisches Plankton (= profunder Auftrieb), das sind jene Zooplanktonten der Tiefsee, welche immer nur über deren Boden schweben, ohne ihn zu berühren, gleichviel ob sie zu dem abyssalen Benthos in bestimmten Beziehungen stehen oder nicht.

Dieser mehr nach der Qualität des Planktons getroffenen Haeckelschen Schichtenanordnung können wir zur Ergänzung die von Chun (auf Grund der Schließnetzfänge der „Valdivia") aufgestellte Schichtenfolge anreihen, die wir die biologische nennen könnten.

Auch Chun unterscheidet drei Etagen, und zwar:

1. Die oberste Etage: sie reicht bis zu 80 m hinab und ist dadurch charakterisiert, daß in ihr die niederen pflanzlichen Organismen unter dem Einfluß des Sonnenlichtes üppig gedeihen und durch Assimilation ihren Leib aufbauen.

2. Die zweite Etage reicht von 80 m bis zu etwa 350 m in den Tropen, wo sie dann gelegentlich mit der Sprungschicht zusammenfällt, im Kaltwasser (Antarktis) nur bis 200 m Tiefe. In ihr finden (unabhängig von den verschiedenen dort obwaltenden Temperaturen) nur wenig pflanzliche Organismen ihre Existenzbedingungen. Diese „Schattenflora" Schimpers setzt sich, wie schon früher erwähnt, vorzüglich aus einigen Diatomeengattungen (*Planktoniella, Asteromphalus, Coscinodiscus*) und aus der kugeligen grünen Alge *Halosphaera* zusammen.

3. Die dritte Etage reicht von 200 bzw. 350 m bis zum Grunde. Für sie ist der Mangel an lebendem Phytoplankton charakteristisch. Direkt unterhalb der Vegetationszone des Phytoplanktons, also etwa von 200—400 m Tiefe, entfaltet sich sowohl was Arten- als auch was Individuenzahl anbelangt, ein äußerst reiches tierisches Planktonleben, weil sich hier offenbar, an der Quelle der marinen Urnahrung, die günstigsten Ernährungsbedingungen finden.

---

1) Die von Fowler aufgestellten und von den Engländern vielfach angenommenen „oceanic zones" mögen, da sie sonst wenig beachtet werden, hier kurz angeführt werden:

1. Epiplankton: von 0 bis ± 100 Faden Tiefe.
2. Mesoplankton: ± 100 Faden unter der Oberfläche bis ± 100 Faden über dem Boden.
3. Hypoplankton: ± 100 Faden über dem Boden bis zum Meeresgrund.
4. Epibenthos: von der Küste bis zur Schlammregion (d. i. gewöhnlich ± 100 Faden Tiefe = Fauna der Continentalriffe).
5. Mesobenthos: von der Schlammregion bis ± 500 Faden Tiefe = Fauna der kontinentalen Abfälle.
6. Hypobenthos: unterhalb ± 500 Faden Tiefe = abyssale Fauna.

Digitized by Google

Von dem kontinuierlichen „Leichenregen" aus den oberen Schichten vermag sich aber noch eine reiche Welt tierischer Planktonten (Crustaceen, Radiolarien usw.) auch in noch tieferen Schichten zu ernähren, und erst von ca. 800 m Tiefe abwärts ist eine ziemlich plötzliche und weiterhin der Tiefe proportional verlaufende Abnahme der Quantität tierischer Organismen zu bemerken.

Die Frage, ob und in welcher Weise diese dritte Etage noch weiter unterzuteilen wäre, läßt Chun unentschieden. Wir könnten vielleicht von 800 m abwärts das eigentliche Tiefseeplankton abgrenzen und den Beginn einer weiteren Etage bei etwa 2000 m annehmen, weil von da ab Organismen auftreten und bis zum Grunde sich nachweisen lassen, die in den darüber liegenden Zonen fehlen. Auch ist noch nicht ganz sicher entschieden, ob sich über dem Boden der Tiefsee etwa eine „halb pelagische Fauna" anstaut, wenn auch einige Wahrnehmungen dieser Auffassung günstig sind. So fand ich in einem Schließnetzfang der „Valdivia" aus dem südlichen Indik in ca. 3000 m Tiefe Harpacticiden, welche litoralen Arten ähneln.

Endlich dürfen wir bei dem Versuche, eine biologische Schichtenfolge aufzustellen, noch eine Tatsache nicht außer acht lassen, daß nämlich in arktischen und antarktischen Gebieten die Kurven der Tiefenverbreitung erheblich nach der Oberfläche ausbiegen, wie dies aus den Untersuchungen von Haecker für Radiolarien, Dahl und dem Verfasser für Copepoden und G. W. Müller für Ostracoden deutlich hervorgeht.

Da die Temperaturunterschiede zwischen Oberflächen- und Tiefenwasser in den kalten Stromgebieten geringer sind wie in den Tropen, werden dieselben Organismen, die in dem äquatorialen Gürtel sich als Tiefenbewohner erweisen, in den beiden polaren Gebieten auch die oberflächlichen etwa 150 m mächtigen Schichten bevölkern können (Chun).

Haecker nennt solche Formen „unipolar-submergente" Planktonten.

Agassiz hält auf Grund seiner Untersuchungen an Bord des „Albatroß" die Versuche, das Plankton auf Grund seiner vertikalen Verteilung in ein biologisches System zu bringen, für verfrüht und findet im tropischen Pazifik unterhalb 300—350 Faden überhaupt nur noch sehr wenig Planktonleben. Nun ist aber der, wie wir später hören werden, sehr planktonarme Pazifik zur Entscheidung dieser Frage, wie Agassiz selbst zugesteht, wenig günstig, und das gelegentliche Auftreten typischer Tiefseeplanktonten in der obersten 100-Faden-Zone (*Pelagothuria*, Tiefseekrebse und -fische), spricht, wie wir gleich

Digitized by Google

sehen werden, noch durchaus nicht gegen das Vorhandensein einer biologischen Schichtung des Planktons. Da endlich Agassiz gegenwärtig die Existenz eines echten bathybischen Planktons nicht mehr in Abrede stellt, dürften sich seine Resultate besser, als man noch da und dort zu glauben scheint, in den Rahmen der übrigen in dieser Frage ausgesprochenen Meinungen einfügen lassen.

Wir haben bisher vorzüglich die bathymetrische Planktonverteilung der hohen See im Auge gehabt; schwieriger scheinen sich allgemeinere Gesichtspunkte aus den Untersuchungen in geschlossenen Meeresteilen und in Küstennähe zu ergeben. Schon das Mittelmeer dürfte wegen seiner wiederholt erwähnten eigenartigen Existenzbedingungen auch in dieser Frage nur teilweise einen Vergleich mit den Verhältnissen im Ozean zulassen. Die gleichmäßig hohe Temperatur nach der Tiefe findet bekanntlich in der Thermik der Sargassosee ein Analogon, und in der Tat scheint auch die vertikale Verteilung der Planktonten hier und dort gewisse bemerkenswerte Parallelen aufzuweisen.

An der Küste wird die bathymetrische Verteilung des Planktons in hohem Grade von den lokalen Strömungen und Winden beeinflußt und ist großen zeitlichen Schwankungen unterworfen.

Schon gelegentlich der Besprechung der vertikalen Ausbreitung nordischer Fischeier haben wir auf die Überlagerungen von Wasserschichten verschiedenen Ursprungs (Ozeanwasser, Nordseewasser) und ihre Bedeutung für unsere Frage aufmerksam gemacht. Im Neapler Golf findet sich nach Lo Bianco das ganze Jahr hindurch in der Küstenzone, von da an, wo sie ungefähr 50 m Tiefe erreicht, ein „neritisches Oberflächenplankton", das aber auch noch bis weithin in der offenen See von der Oberfläche bis in 20—50 m Tiefe nachweisbar ist. Dieses Plankton ist qualitativ reichhaltig, besteht hauptsächlich aus Eiern und planktonischen Larven benthonischer Tiere, die an der Küste oder in geringer Tiefe leben, und aus einigen freischwimmenden Formen solcher Tiere (Hydroidmedusen).

In mindestens 50 m tiefem Golfwasser findet man, 2—3 km von der Küste entfernt, unterhalb 20—30 m ein ozeanisches Plankton, das Lo Bianco „Tiefenplankton" nennt. Das neritische Plankton überlagert also im Neapler Golf das Hochseeplankton. Nur während der kühlen Jahreszeit kann im Zusammenhang mit den litoralen, durch SO (Scirocco)- und SW-Winde (Libeccio) verursachten Strömungen eine Vermischung des neritischen und ozeanischen Planktons eintreten, und wir finden dann das ozeanische Tiefenplankton auch in Küstennähe an der Meeresoberfläche vor. Ganz ähnliche Verhältnisse

Digitized by Google

weist das Plankton der nördlichen Adria auf, nur werden hier wegen der ausgebreiteten Flachsee und der weiteren Entfernung des Tiefenwassers neritische Oberflächenformen vorherrschend, und seltener und für kürzere Zeit „ozeanische Tiefenformen" auch in dem nördlichsten Teile der Adria auftauchen.

Ähnlich der Chunschen biologischen Schichtenfolge ist die Verteilung der drei Planktonzonen im Mittelmeer, die Lo Bianco aufstellt; für ihre Begrenzung ist, mit Ausnahme der tiefsten Schichte, weniger die Temperatur als vielmehr die verschiedene Lichtintensität maßgebend. Lo Bianco unterscheidet:

1. Ein Phaoplankton, das von der Oberfläche bis zu ca. 30 m Tiefe reicht; die Kleinheit der Individuen ist ein hervorstechendes Merkmal der Bewohner dieser Zone. Im übrigen ist die Zusammensetzung des Phaoplanktons der Hochsee nicht unerheblich von der Zusammensetzung des Küstenplanktons verschieden.

2. Ein Knephoplankton, das von 20—30 m Tiefe bis zur äußersten Grenze des Lichtes (ca. 500 m) hinabreicht. Geschützt vor den direkten Sonnenstrahlen wie vor starker Wellenbewegung bietet diese Schattenzone einer reich entfalteten Planktonwelt die besten Existenzbedingungen. Da der Golf von Neapel nirgends Tiefen von ca. 400 m überschreitet, lassen sich in seinem Plankton nur die beiden erwähnten Zonen unterscheiden.

3. Ein Skotoplankton reicht im Mittelmeer von ca. 500 m bis an den Grund der Tiefsee und umfaßt die echten Tiefseeplanktonten.

Alle jene Planktonten, denen eine weite vertikale Verbreitung zukommt, die also infolge ihrer „bathymetrischen Ignoranz" gelegentlich in allen Wasserschichten gefunden werden können, wollen wir, wie schon früher erwähnt, pamplanktonisch (panteplanktonisch, euryplethar, eurybath) nennen. Das gesamte übrige Plankton läßt nach allen bisherigen Untersuchungen über genügend tiefem Wasser eine Schichtung in 3 Zonen: eine Oberflächen-, eine Mittel- und eine Tiefenzone unterscheiden. Die Dicke der einzelnen Zonen aber ist nicht überall gleich. Diese Verschiedenheiten sind hauptsächlich durch folgende drei Faktoren bedingt:

1. durch die qualitative Verschiedenheit des Planktons;
2. durch lokale,
3. durch temporale Verschiedenheiten.

Für die qualitativen Verschiedenheiten des Planktons haben wir im vorhergehenden einige Beispiele angeführt (vgl. Radiolarien und Copepoden), desgleichen für die lokalen Verschiedenheiten (vgl. Phyto-

Digitized by Google

plankton im Mittelmeer, in der Nordsee und Antarktis), und wir hätten somit nur noch auf die temporalen Verschiedenheiten näher einzugehen. Von diesem Gesichtspunkte können wir unterscheiden:

1. Autopelagische (nach Haeckel) oder superficiale (nach Chun) Planktonten, das sind solche, die konstant an der Oberfläche oder in geringer Tiefe unter derselben leben, wie z. B. einige Radiolarien, Medusen und Copepoden.

2. Bathypelagische (nach Haeckel) oder interzonar pelagische Planktonten (nach Chun), die nicht nur an der Oberfläche vorkommen, sondern zu gewissen Zeiten auch in die Tiefe hinabgehen; wir können sie unterteilen in:

a) Nyktipelagische[1]), welche nur des Nachts an die Oberfläche steigen, tagsüber aber in der Tiefe weilen, wie z. B. zahlreiche Medusen, Pteropoden, Heteropoden, Crustaceen;

b) Chimopelagische, welche nur im Winter an die Oberfläche auftauchen, im Sommer dagegen in der Tiefe verborgen sind;

c) Allopelagische Planktonten, die unregelmäßig, scheinbar unabhängig von den Faktoren, die das Erscheinen und Verschwinden der beiden anderen bedingen, auftauchen und ebenso wieder absinken.

3. Spanipelagisch endlich möchte Haeckel jene Planktonten bezeichnen, welche fast immer in größerer Tiefe leben und nur recht selten und ausnahmsweise zur Oberfläche kommen.

Wir ersehen daraus, daß so wie das Süßwasserplankton auch das Plankton des Meeres in regelmäßigen, z. T. wohl auch unregelmäßigen Intervallen in seiner vertikalen Ausbreitung Veränderungen erfährt, die man gewöhnlich ebenfalls als „vertikale Wanderungen" zu bezeichnen pflegt. Die nächtlichen Wanderungen gehen entweder aus der Tiefe empor oder von der Oberfläche in die Tiefe, wie dies z. B. Doflein für das Plankton der Sagamibucht (Japan) nachweisen konnte.

Insbesondere das Aufsteigen zur Nachtzeit ist schon seit langem bekannt und findet namentlich bei jenen planktonsammelnden Naturforschern Beachtung, die in massenweisem „Aufsammeln von Material" den Hauptzweck einer Forschungsreise erblicken und sich mit dem Verfolgen allgemeinerer biologischer Probleme nicht gern die kostbare Zeit ihrer emsigen Tätigkeit verkürzen lassen.

1) Haecker nennt „nyktiplanktonisch" die Bewohner seiner Pharyngellenschicht (von 1500—5000 m), mit Rücksicht auf die ältere Haeckelsche Bezeichnung „nyktipelagisch", womit etwas ganz anderes gemeint ist, ein wenig glücklich gewählter Terminus.

Digitized by Google

Wir werden also zur Nachtzeit nicht nur qualitativ, sondern auch quantitativ mehr Plankton an der Oberfläche vorfinden als während der hellen Tagesstunden.

Solch tägliche vertikale Wanderungen sind hauptsächlich für einige Crustaceengruppen in einwandfreier Weise nachgewiesen worden. Nach Dahl gibt es unter den Copepoden der Oberflächenschicht Arten, „die täglich eine kleine Wanderung zu machen scheinen, indem sie nachts an die unmittelbare Oberfläche emporsteigen", wie z. B. *Pleuromamma abdominalis* (Fig. 135 S. 212). Thomas Scott findet in der Rattrayschen Sammlung aus dem Golf von Guinea die an der Oberfläche zur Nachtzeit ausgeführten Fänge reicher an Copepoden als die Tagfänge. Fänge von 18 m Tiefe zeigten sich, ob sie bei Tag oder bei Nacht gesammelt worden waren, gleich artenreich, und wir könnten somit annehmen, daß die täglichen Wanderungen der superfiziell lebenden Copepoden unter die 18 m Schicht nicht hinabgehen. Das wären sehr geringe tägliche Wanderungen im Vergleich zu denen der Cirripedien-Nauplien, die nach Loeb (1899) sich in der obersten 400 m Schicht abspielen sollen. In der ersten Arbeit von Groom und Loeb (1891) wird allerdings nur von einer 30—40 m langen Amplitude der täglichen Wanderungen gesprochen, und das stimmt mit den Befunden von Scott besser überein. Immerhin sollen nach Chun mediterrane Alciopiden, Sagitten, Appendicularien und Coelenteraten über 100 m tief bei Tagesanbruch sinken und umgekehrt mit Einbruch der Nacht aufsteigen. Doch dürften dies schon extrem große Wanderungen sein. Die täglichen Oscillationen der Hauptmasse des Planktons sollen 30—50 m nicht überschreiten (Chun). Im englischen Kanal beobachtete Gouth das nächtliche Aufsteigen der *Tomopteris* aus 70 m Tiefe (also nahe dem Boden) zur Oberfläche. Jedenfalls ist die Amplitude bei den verschiedenen Planktonten recht verschieden groß.

Sonderbarerweise pflegen auch einige benthonische Küstenformen bei Sonnenuntergang den Boden zu verlassen und die Nacht über mit den echten Planktonten ein freies Vagabundenleben zu führen.

In einem einzigen zur Nachtzeit im Triester Golf ausgeführten Oberflächenfang waren z. B. mehr Schizopoden als in den vielen hundert Tagfängen, die ich im Laufe der Jahre zu untersuchen Gelegenheit hatte. Bei diesen nächtlichen Wanderungen besteht aber die Gefahr, daß die erwähnten Krebse bei stürmischem Wetter an den Strand geworfen werden. Bauer hat gezeigt, daß die im Schwanzfächer gelegenen Statolythen auf den Bewegungsapparat einwirken und damit die Vertikalbewegung regulieren; das Absinken bei bewegter See

Digitized by Google

erfolgt somit reflektorisch. Auch von den benthonischen Cumaceen wurden ähnliche nächtliche Streifzüge ins freie Wasser gemeldet, und Sars erwähnt, daß nur die Männchen diesen nächtlichen Vergnügungen sich ergeben, während die Weibchen sich immer am Grunde aufhalten. Die gleiche Beobachtung machte Sars an einem benthonischen Ostracoden, *Philomedes lilljeborgi*.

Auch unter den Würmern gibt es nyktipelagische Benthostiere, und Hensen denkt daran, sie quantitativ für die Frage nach der Verteilung der Bodentiere auszunutzen, die sich auf direktem Wege schwerer lösen läßt als bei den mehr gleichmäßig verteilten und den quantitativen Methoden zugänglicheren echten Planktonten.

Nicht immer leicht ist die Frage zu entscheiden, welche Ursachen die nächtliche Massenansammlung des Planktons an der Meeresoberfläche bedingen; daß sie nicht in allen Fällen durch ein nächtliches Aufsteigen der Planktonten entstehen müssen, scheint aus den bakteriologischen Untersuchungen hervorzugehen.

Bassenge gibt z. B. über den Bakterienreichtum des Nordäquatorialstromes folgende Zahlen:

an der Oberfläche morgens	690	205	410
„ „ „ abends	53	17	40
in 10 m Tiefe abends	1390	> 2000	> 2000.

Die niedrigen Zahlen am Abend sind hier nicht etwa durch ein Absinken der Bakterien in die Tiefe, sondern, wie Fischer annimmt, durch den zerstörenden Einfluß der intensiven Tagesbeleuchtung zu erklären: es waren offenbar die Bakterien der Oberfläche durch das Sonnenlicht schon zu geschwächt, während die hohen Zahlen am Morgen auf intensivere Vermehrung während der dunklen Nachtstunden zurückzuführen sind.

Für die übrigen Planktonten der Oberflächenschicht werden wir wohl eine Wanderung, und zwar eine aktive, als Ursache ihrer nächtlichen Ansammlung am Wasserspiegel annehmen dürfen.

Was die Planktonten zu diesen periodischen Aufwärtswanderungen veranlaßt und warum sie am Morgen wieder in die Tiefe sinken, wollen wir im nächsten Kapitel ausführlicher besprechen.

Die Entdeckung der chimopelagischen Planktonten verdanken wir Chun. Als Chun im Jahre 1886 die vertikale Verteilung des Planktons im Neapler Golf untersuchte, war für ihn eine der überraschendsten Wahrnehmungen die Tatsache, daß pelagische Tiere, welche während des Winters und der Frühjahrsmonate die Oberfläche bevölkern, mit Beginn des Sommers nicht nur geringere Tiefen auf-

Digitized by Google

suchen, sondern bis auf den Grund des Ozeans über 1000 m tief hinabsteigen.

Leider fehlen noch genaue Untersuchungen, ob auch das Hochseeplankton solche „jährliche Wanderungen" ausführt; wir können vorläufig das „chimopelagische Plankton" in der früher besprochenen Weise mit dem Auftreten lokaler Küstenströmungen in Zusammenhang bringen, die im Winter das Plankton an die Oberfläche treiben. Jedenfalls werden wir durch die Untersuchungen Lo Biancos zur Annahme gedrängt, daß das Hochseeplankton keine jährlichen Automigrationen ausführt. Lohmanns Untersuchungen in Messina und Syrakus weisen auf eine „nicht sehr beträchtliche Weite der jährlichen vertikalen Wanderung und vor allem auf eine gleichzeitige Wanderung der verschiedensten pflanzlichen und tierischen Formen" hin; dieselbe soll nur den Folgen einer jahreszeitlichen Verlagerung des Produktionsoptimums der Planktonpflanzen im Wasser entsprechen und gar nicht der unmittelbare Ausdruck aktiver oder passiver Wanderung sein.

Schwierig zu fassen sind auch die beiden von Haeckel eingeführten Termini des „allo- und des spanipelagischen" Planktons. Wenn planktonische Tiefseetiere zufällig, und was mir dabei wesentlich erscheint, ohne sichtlichen Unterschied des Geschlechts oder Alters, an der Oberfläche erscheinen, werden wir wohl in erster Linie an starke vertikale Auftriebströmungen zu denken haben, durch welche die betreffenden Planktonten aus der Tiefe mitgerissen werden und demnach in solchen Fällen von einer „passiven Wanderung" sprechen können. Zur spanipelagischen Fauna möchte u. a. Gravier jene eigenartigen Cerianthiden rechnen, die in geschlechtsreifen Individuen im Plankton aufgefunden wurden.

Einer befriedigenden Erklärung weit leichter zugänglich sind jene Fälle, in denen wir die Individuen eines Planktonten nach dem Alter gesondert in verschiedenen Tiefen antreffen. In solchen Fällen werden wir von einer ontogenetischen Wanderung (Giesbrecht) sprechen können.

Wir kennen Planktonten, die in der Jugend an oder nahe der Oberfläche leben und mit zunehmendem Alter in größere Tiefen absinken, wie dies z. B. für einen Schizopoden, *Nyctiphanes norvegica*, nachgewiesen (Fowler), für viele andere wahrscheinlich gemacht wurde. Andere Planktonten verbringen ihre Jugend in der Tiefe und tauchen erst mehr minder erwachsen an der Oberfläche des Meeres auf. Bei einigen Copepoden z. B. werden die Eier nicht in Eiersäcken am Körper getragen, sondern einzeln im Wasser abgelegt, wo sie wegen ihres größeren spezifischen Gewichtes absinken. Während des

Digitized by Google

Absinkens nun entwickelt sich der Nauplius, der, nachdem er im Tiefenwasser ausgeschlüpft ist, wieder zur Oberfläche zurückkehrt.

Die ontogenetische Migration der Velellen (Fig. 210) hätten wir uns nach Woltereck so vorzustellen, daß die als kleine Medusen (Chrysomitren) sich von der Velella loslösenden Geschlechtsindividuen alsbald in große Tiefen absinken, um hier (oder unterwegs) geschlechtsreif zu werden und große rotgefärbte Eier zur Entwicklung zu bringen. Die Larven (*Conaria, Rataria*) steigen dann offenbar passiv, durch die Bildung spezifisch leichter Stoffe, an den Ort ihrer Bestimmung, den Wasserspiegel der offenen See empor, wo sie den Verschluß ihrer „Luftflasche" sprengen, Luft einpumpen und so zu ihrer bekannten Stellung aus dem Wasser aufzutauchen vermögen.

Ähnliche Wanderungen sollen auch bei anderen Planktonten vorkommen und werden wohl noch häufiger beobachtet werden, wenn erst die Aufmerksamkeit auf diese interessante Erscheinung gerichtet ist. Chun macht sie für *Physalia* wahrscheinlich und konnte sie auch für die Pyrosomen nachweisen; es sollen hier die kleinen, eben ausgeschlüpften Kolonien in die Tiefe absinken, um dort mit der Knospung zu beginnen und erst später wieder an die Oberfläche emporzusteigen. Seeliger vermutet allerdings, daß diese ontogenetische Wanderung nicht in so einfacher, einheitlicher Weise vor sich geht, und ähnliche Vermutungen spricht Vosseler bezüglich des Lebenslaufes der planktonischen Hyperiiden aus. Jedenfalls fiel Woltereck kürzlich in Übereinstimmung mit Chuns Beobachtungen die Häufigkeit unreifer Phronimiden in der Tiefe des Mittelmeers auf.

Daß auch planktonische Protisten des Meeres ähnliche ontogenetische Wanderungen vornehmen, geht aus den Angaben Karstens u. a. Botaniker hervor. Wir erinnern hier an die Dauer- und Schwebesporen der Diatomeen, und auch für *Halosphaera, Pyrocystis* und vielleicht auch *Trichodesmium* werden wir ähnliche vertikale, ontogenetische Wanderungen annehmen dürfen. Haecker vermutet sie bei der Radiolariengruppe der Challengeriden. Fällt nun das Aufsteigen oder Absinken mit dem Wechsel der Jahreszeiten irgendwie zusammen, dann können jährliche Wanderungen eines „chimopelagischen" Planktons vorgetäuscht werden, während es sich um typische ontogenetische Migrationen handelt, die in erster Linie durch innere Faktoren (Entwicklung) und nicht durch äußere Umstände (Temperatur usw.) veranlaßt werden.

Nach den Beobachtungen Chuns verläßt die junge Brut der *Phronima sedentaria* (Fig. 324) z. B., welche man im Ausgange des Winters und im Frühjahr in allen Entwicklungsstadien in den Gallerttönnchen der

Digitized by Google

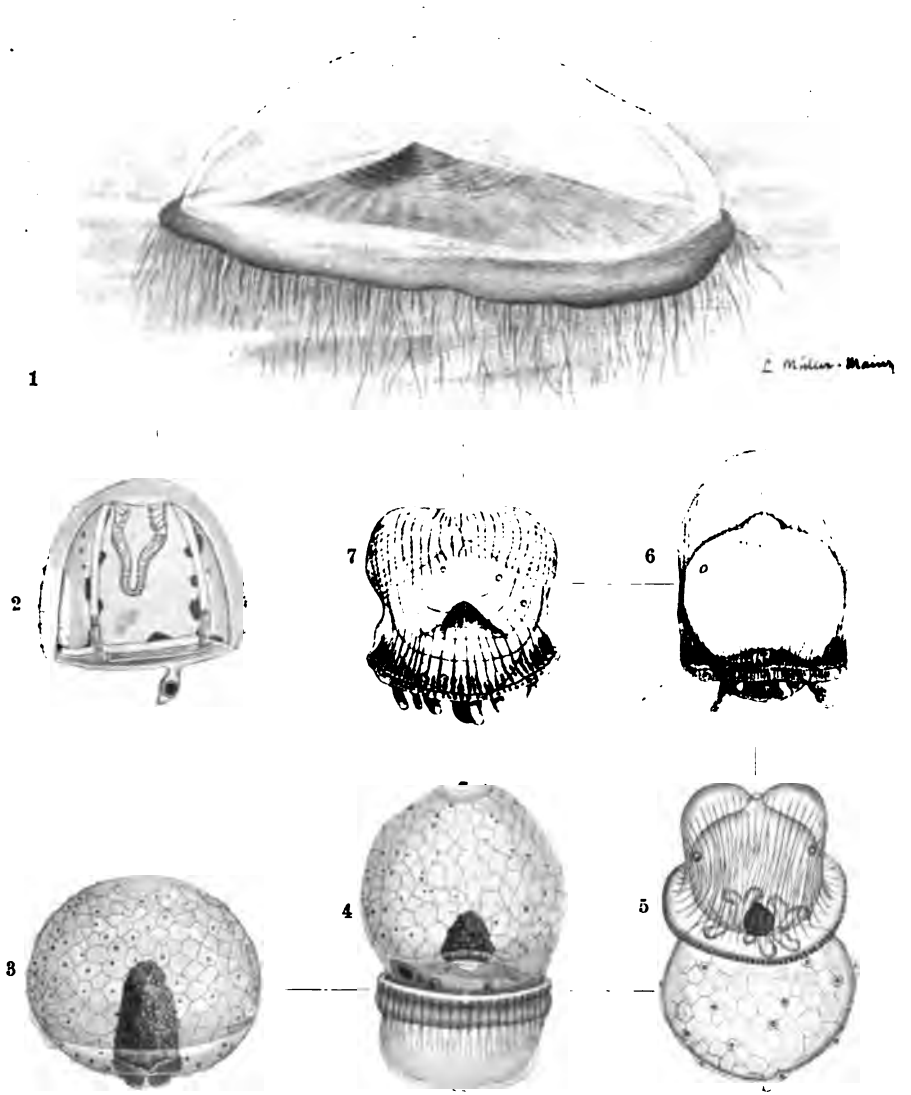


Fig. 210. Ontogenetische Wanderung von *Velella spirans Eschz.*

1 Erwachsenes, auf der Meeresoberfläche treibendes Tier (Original). 2 Eine der von den Stolonen sich ablösenden und absinkenden Geschlechtsmedusen, *Chrysomitren* (nach Metschnikoff; das etwas zu kleine Ei ist irrtümlich statt in den Magen in den Tentakel eingezeichnet worden). 3, 4 Junge, tentakellose und kurz vor der Metamorphose stehende *Conarien*, bei beiden oben Porus der Planula; aus der Tiefsee (nach Woltereck). 5 Junge, aufsteigende *Rataria* (nach Chun). 6, 7 Ältere, aufgetauchte *Ratarien* (Original). (Die einzelnen Figuren nicht im richtigen Größenverhältnis dargestellt.)

Digitized by Google

Weibchen findet, mit Beginn des Sommers die schützenden Gehäuse und sinkt in größere Tiefen ab. „Dort findet man sie zu jenen Zeiten, wo sie an der Oberfläche fehlen, ziemlich zahlreich, und zwar sowohl in männlichen wie in weiblichen Exemplaren. Sie wachsen bis zu einer Länge von 10 mm heran, und dann beginnen zunächst die Weibchen, nachdem sie vorher ein schützendes Gehäuse von Pyrosomen, Salpen oder Siphonophoren erbeutet und für ihre Zwecke hergerichtet haben, im Laufe des Winters an die Oberfläche aufzusteigen. Zur Zeit der Geschlechtsreife — im Mittelmeer im Frühjahr, an den Kanarischen Inseln bereits von Januar an — treten auch die Männchen an der Oberfläche auf."

Wie aus den Untersuchungen von Gran, Nordgaard u. a. hervorgeht, gibt es aber auch Planktonten, die im Sommer an der Oberfläche leben, um im Winter in die Tiefe abzusinken.

So dürfte *Calanus finmarchicus* im Sommer in jugendlichen Individuen die oberflächlichen Wasserschichten bevölkern, während die älteren Individuen nur vereinzelt in der Tiefe umherschwimmen. Im Spätherbst suchen dann mit zunehmendem Alter auch die Bewohner der Oberfläche die Tiefe auf, und von Januar bis April sind dann die Oberflächenschichten fast ganz frei von den erwähnten Copepoden, wie der folgende in den norwegischen Fjorden am 2. II. 1899 ausgeführte Schließnetzfang Nordgaards zeigt.

Es fanden sich damals:

in Tiefen von	Individuen
0—100 m	63
100—200 m	1031
200—250 m	1575

bei 258 m Bodentiefe.

Es ist nicht unwahrscheinlich, daß auch echte Tiefseeplanktonten regelmäßige vertikale Aufwärtswanderungen in die oberflächlicheren Wasserschichten oder doch bis in mittlere Zonen unternehmen. Von den Tiefseefischen ist es bekannt, daß z. B. die Myctophiden bzw. deren Larven (nach Holt im Faröer-Kanal) nachts in die Oberflächenschichten aufwärts wandern, und nach Brauer sollen die Fänge der deutschen Südpolexpedition noch für andere leuchtende Tiefseefische (*Idiacanthus*) ein ähnliches Verhalten wahrscheinlich machen. Nach Dollo dürfte auch der antarktische *Scopelus antarcticus* ähnliche Wanderungen unternehmen.

Es ist aber weiters auch anzunehmen, daß Tiefseeplanktonten auch ontogenetische Migrationen bis in die mittleren Wasserschichten oder gar noch höher hinauf ausführen.

Digitized by Google

Für die Ansicht, daß die erwachsenen Zooplanktonten der Tiefsee vielfach knapp über dem Grunde schwärmen, die Jugendformen aber aufwärts streben, spricht der Umstand, daß wir bei Vertikalfängen aus größeren Tiefen nur selten neben vielen Jugendstadien auch erwachsene Tiefseeformen fischen. Freilich werden bei dem verhältnismäßig kleinen Umfang der Tiefseenetze und bei der bedeutenderen Größe der Tiefseeplanktonten die kleineren Jugendformen immer leichter ins Netz geraten als die größeren und wohl meist auch flüchtigeren Geschlechtstiere, doch erwähnt Chun ausdrücklich, daß z. B. von der bekannten Tiefseequalle *Atolla* (Farbentafel Fig. 10) die alten großen Exemplare sich mehr in der Nähe des Grundes aufhalten dürften.

Unter den mediterranen Skotoplanktonten verleben viele (*Macrourus, Scopeliden, Trachypterus, Amalopenaeus, Euphausia*) nach Lo Bianco ihre Jugend in der Zone des Phao- und Knephoplanktons; unter den pelagoabyssalen Fischen der Antarktis steigt vielleicht *Cryodraco antarcticus* zur Laichzeit aufwärts (Dollo).

Vielleicht wird der künftigen Planktonforschung der exakte Nachweis gelingen, daß die Jugend des superfizialen wie des abyssalen Planktons sich zu einem Stelldichein im Dämmerlicht der Mittellagen unserer tiefen Weltmeere zusammenfindet, und in diesem Sinne möge auch Chuns Gedanke gedeutet werden, daß nämlich die Tiefenschichten der Ozeane gewissermaßen den Mutterboden pelagischen Tierlebens darstellen, von dem zeitweilig Schwärme sowohl an die Oberfläche wie auf den Meeresgrund entsendet werden.

Literatur.

1. Agassiz, A. (s. p. 161 Nr. 2).
2. Apstein, C. (s. p. 226 Nr. 1).
3. Apstein, C. (s. p. 46 Nr. 3).
4. Apstein, C. (s. p. 97 Nr. 3).
5. Bauer, V. Über die reflektorische Regulierung der Schwimmbewegungen bei den Mysiden. Z. f. allg. Physiologie Bd. 8.
6. Borgert, A. Tuscaroriden, Atlanticelliden, Medusettiden. Erg. d. Plankton-Exp. Bd. 3. L. h. 2, 3, 4. 1906—7.
7. Brandt, C. (s. p. 46 Nr. 7).
8. Brauer, A. (s. p. 332 Nr. 7).
9. Brauer, A. (s. p. 84 Nr. 3.).
10. Chun, C. (s. p. 71 Nr. 9).
11. Chun, C. (s. p. 161 Nr. 17).
12. Chun, C. Die deutsche Tiefsee-Expedition 1898– 99. Z. d. Ges. f. Erdkunde z. Berlin. Bd. 34. 1899.
13. Chun, C. (s. p. 17 Nr. 4).
14. Chun, C. Die vertikale Verbreitung des marinen Planktons. Compt. rend. 6me Congr. intern. Zoologie. Bern 1904.

Digitized by Google

15. Dahl, Fr. (s. p. 332 Nr. 15).
16. Doflein, Fr. (s. p. 46 Nr. 11).
17. Dollo, L. Poissons. Résultats du voyage du S. Y. Belgica 1904.
18. Ehrenbaum, E. (s. p. 227 Nr. 16).
19. Ehrenbaum, E. u. Strodtmann, S. (s. p. 46 Nr. 12).
20. Fischer, B. (s. p. 120 Nr. 14).
21. Fowler, G. H. The plankton of the Faroe Channel. Proc. zool. soc. 1896, —97, —98, —1903 (s. bes. Nr. 4, Appendix, 1898!).
22. Giesbrecht, W. (s. p. 227 Nr. 20).
23. Gough, L. H. Report. on the plankton of the English Channel in 1903. Marine Biol. Assoc. Report. I. 1902—3. London 1905.
24. Gran, H. H. (s. p. 71 Nr. 21).
25. Gravier, Ch. Recherches sur un cérianthaire pélagique. Ann. sc. nat. zool. Serie 8. Bd. 20. 1904.
26. Groom, T. T. u. Loeb, J. D. Heliotropismus d. Nauplien v. Balanus perf. Biol. Cbl. Bd. 10. 1890.
27. Günther, A. (s. p. 120 Nr. 21).
28. Haeckel, E. (s. p. 120 Nr. 23).
29. Haecker, V. (s. p. 227 Nr. 23).
30. Haecker, V. (s. p. 227 Nr. 25).
31. Haecker, V. (s. p. 227 Nr. 26).
32. Haecker, V. (s. p. 237 Nr. 8).
33. Haecker, V. (s. p. 237 Nr. 10).
34. Haecker, V. (s. p. 237 Nr. 11).
35. Hansen, H. J. (s. p. 332 Nr. 30).
36. Hansen, H. J. (s. p. 332 Nr. 31).
37. Hensen, V. (s. p. 47 Nr. 18).
38. Illig, G. Echinomysis Chuni. nov. gen. et nov. spec. Zool. Anz. Bd. 29. 1906.
39. Immermann, F. Die Tripyleen-Familie d. Aulacanthiden d. Pl.-Exp. Erg. Pl.-Exp. Bd. 3. L. h. 1904.
40. Karsten, G. (s. p. 227 Nr. 28).
41. Karsten, G. (s. p. 290 Nr. 22).
42. Koehler, R. et Vaney, Cl. Description d'une nouvelle larve d'Asterie appartenant très vraisemblablement à une forme abyssale (Stellosphaera mirabilis). Bull. Mus. Oc. Monaco. Nr. 64. 1906.
43. Lebedinzeff, A. (s. p. 47 Nr. 29).
44. Lo Bianco, S. (s. p. 121 Nr. 32).
45. Lo Bianco, S. (s. p. 162 Nr. 49).
46. Lo Bianco, S. (s. p. 333 Nr. 41).
47. Loeb, J. Einleitung in d. vgl. Gehirnphysiologie. Leipzig, Barth, 1899.
48. Lohmann, H. (s. p. 227 Nr. 37).
49. Lohmann, H. (s. p. 162 Nr. 52).
50. Lohmann, H. (s. p. 227 Nr. 38).
51. Maas, O. Craspedote Medusen. Erg. Pl.-Exp. Bd. 2. K. c. 1893.
52. Meisenheimer, J. Pteropoda. Wiss. Erg. d. Tiefs.-Exp. Bd. 9. 1905.
53. Müller, G. W. (s. p. 228 Nr. 45).
54 Neumann, G. Doliolum. Erg. d. Tiefs.-Exp. Bd. 12. 2. Lfg. 1906.
55. Nordgaard, O. Hydrographical and biol. invent. in Norwegian Fjords Bergens Museum, 1905.

Digitized by Google

56. Pelseneer, P. Report on the Pteropoda Part. I—III. Rep. scient. Results Challenger. Zoology. Bd. 19, 23. 1887—1888.
57. Popofsky, A. (s. p. 228 Nr. 50).
58. Reibisch, J. Pelagische Phyllodociden u. Typhloscoleciden. Erg. Pl.-Exp. Bd. 2. H. c. 1895.
59. Schiemenz, P. (s. p. 228 Nr. 52).
60. Schmidt-Nielsen, S. Beitrag z. Biologie d. marinen Bakterien. Biol. Cbl. Bd. 21. 1901.
61. Schröder, B. Das Phytoplankton d. Golfes von Neapel. Mitt. zool. Station Neapel. Bd. 14. 1900.
62. Schütt, F. (s. p. 8 Nr. 22).
63. Schwartz, M. B. z. K. d. Tomopteriden. Jen. Z. f. Naturw. Bd. 40. 1905.
64. Scott, Th. Report on the Entomostraca of Gulf of Guinea. Trans. Lin. Soc. London. 2. Ser. Zoology Bd. 6. T. 1. 1894.
65. Seeliger, O. (s. p. 228 Nr. 59).
66. Steuer, A. Einiges ü. d. Copepoden d. Valdivia-Expedition. Verh. D. Naturf. u. Ärzte. 77. Vers. 2. Teil. 1906.
67. Thiele, J. Die Leptostraken. Wiss. Erg. D. Tiefsee-Exp. Bd. 8. 1904.
68. Vávra, W. Ostracoden. Erg. Pl.-Exp. Bd. 2. G. g. 1906.
69. Vosseler, J. Amphipoden, I. Hyperiiden. Erg. Pl.-Exp. Bd. 2. G. e. 1901.
70. Wille, N. (s. p. 101 Nr. 14).
71. Wolfenden, R. N. (s. p. 17 Nr. 21).
72. Woltereck, R. (s. p. 121 Nr. 50).
73. Woltereck, R. (s. p. 334 Nr. 74).

3. Die Ursachen der aktiven (vertikalen) Wanderung des Planktons.

Wir haben schon aus den einleitenden Bemerkungen über die vertikale Verteilung des Planktons erfahren, daß man zuweilen schon im Sammelglase eine Trennung des Planktons beobachten kann, bei der ein Teil sich an die Oberfläche drängt, während der andere sich am Grunde des Glases ansammelt. Lassen wir das Sammelglas in einem lichten Raume ruhig stehen, dann können wir sogar wahrnehmen, daß z. B. die Planktonten, die morgens an der dem Fenster zugekehrten Seite des Glases knapp am Wasserspiegel sich dicht zusammengedrängt hatten, im Laufe des Tages an die Zimmerseite des Glases eilen, um sich endlich hier, und zwar dann am Boden des Gefäßes vollzählig einzufinden. Am nächsten Morgen aber findet man dieselben Planktonten wieder an der Fensterseite der Wasseroberfläche. Dieses einfache Experiment, das so oft wiederholt werden kann, als es eben die Vergänglichkeit des Planktons zuläßt, zeigt, daß die Planktonten auch im Laboratorium ähnliche aktive, periodische Wanderungen ausführen wie im Freien.

Wenn wir nun nach den verschiedensten Methoden, durch Experimente im Freien sowohl wie im Laboratorium, in übereinstimmender

Digitized by Google

Weise ein Absinken des Planktons (in seiner Hauptmasse wenigstens) während der hellen Tagesstunden, ein Aufsteigen zur Nachtzeit feststellen konnten, drängt sich uns die Frage auf, durch welche Faktoren diese sehr rhythmisch verlaufende Erscheinung zu erklären wäre. Es war naheliegend, zunächst an eine Abhängigkeit vom Licht zu denken; man sprach von „lichtliebenden und dunkelliebenden, lichtscheuen" Organismen. „Leukophobie" sollte das Plankton veranlassen, am Tage in die Tiefe zu sinken (Fuchs).

Damit ist aber noch nicht erklärt, was die „Tiere der Dunkelheit" veranlaßt, in der Nacht wieder an die Oberfläche emporzusteigen. Da sprach J. Loeb im Jahre 1888 den Gedanken aus, daß die Tendenz der Organismen, sich zur Lichtquelle zu bewegen oder sich von ihr abzuwenden, nicht ein Ausdruck einer Vorliebe für Licht oder Dunkelheit sei, sondern nur eine mechanische Lichtwirkung von derselben Art, wie sie uns als „Heliotropismus" bei den Pflanzen schon seit langem bekannt ist. Handelt es sich um zur Lichtquelle in bestimmter Weise gerichtete Krümmungen festsitzender Tiere und Pflanzen, so sprechen wir von Heliotropismus, während wir bei Pflanzen wie Tieren, die einer selbständigen Ortsveränderung fähig sind, von Phototaxis sprechen, sofern diese Fortbewegungen von Lichtstrahlen in bestimmter Weise beeinflußt werden. So sind gewisse Hydroidpolypen z. B. heliotropisch, die an den Polypenstöckchen freiwerdenden Hydroidmedusen aber phototaktisch.

Entsprechend dem positiven oder negativen Heliotropismus können wir auch von einer positiven oder negativen Phototaxis reden, je nachdem die phototaktischen Ortsveränderungen den Organismus der Lichtquelle nähern oder ihn entfernen, und zwar erfolgen die phototaktischen Progressivbewegungen im wesentlichen in der Richtung der Lichtstrahlen, wenn auch dabei zuweilen positiv phototaktische Planktonten — nach menschlicher Empfindungsweise geschätzt — aus einem „hellen" in einen „dunklen" Raum geführt werden. Weiters konnte Loeb zeigen, daß vorwiegend die stärker brechbaren, kurzwelligen, blauen Strahlen des uns sichtbaren Sonnenspektrums die Orientierung bewirken.

Sehr bemerkenswert ist die Tatsache, daß bei manchen Planktonten phototaktische Bewegungen nur in einer bestimmten Epoche ihres Daseins, meist in der Jugend, deutlich hervortreten; so sind z. B. die Planktoncrustaceen meist als Larven (Nauplien usw.) am auffallendsten phototaktisch; auch die verschiedenen Geschlechter einer Art dürften diesbezüglich sich verschieden verhalten.

Von größter Bedeutung für die vertikale Wanderung des Plank-

Digitized by Google

tons ist endlich die zuerst von Groon und Loeb an Cirripedien-Nauplien festgestellte Tatsache, daß diese je nach der Dauer und Intensität der Belichtung verschieden rasch ihre Phototaxis ändern und somit abwechselnd positiv und negativ phototaktisch werden können. Dieser rhythmische Wechsel vermag uns auch die Erklärung zu geben, warum das Plankton, das während des Tages in die Tiefe sank, zur Nachtzeit wieder an die Oberfläche emporsteigt. Die Planktonten, die im Laufe des Tages negativ phototaktisch wurden, werden während der Nacht wieder positiv phototaktisch und müssen darum wieder an die Oberfläche des Wassers zurückkehren.

Der Moment allerdings, wann diese Umkehr der Phototaxis erfolgt, ist bei den verschiedenen Arten, Geschlechtern und auch Altersstadien, kurz er ist individuell verschieden, und schon daraus können wir ersehen, warum die Wanderungen des „nyktipelagischen Planktons" nicht einheitlich verlaufen. Da aber auch, wie bereits erwähnt, die Stärke und Dauer des Lichtreizes an verschiedenen Orten recht verschieden sein kann, werden sich auch dadurch allenthalben vorkommende Besonderheiten im Ablauf der phototaktischen Wanderungen leichter verstehen lassen. Schwach phototaktische Planktonten werden erst bei stärkeren Lichtreizen mit entsprechenden Fortbewegungen antworten, stark positiv phototaktische bei intensiver Beleuchtung rascher negativ werden als bei geringerer Lichtintensität.

Die Umkehr in der Richtung phototaktischer Bewegungen ist indessen in diesen Fällen oft keine unvermittelte. Während stark phototaktische Planktonten anfangs in gerader Linie der Lichtquelle zueilen, „als ob sie am Lichtstrahl aufgespießt wären", werden allmählich die Abweichungen von der Geraden immer größer, die Bewegungen werden, wie sich Pfeffer ausdrückt, „klino- und diataktisch", d. h. genau so wie bei überhaupt schwach phototaktischen Organismen können zeitweilig die Abweichungen aus der Richtung des Lichtstrahles immer größer werden, ehe sich das Bestreben zur richtigen Orientierung wieder geltend macht, und nach einer längeren oder kürzeren Zeit des „phototaktischen Indifferentismus" werden die vorher intensiv positiv-phototaktischen Planktonten negativ-phototaktisch.

Der Experimentator hat es nun in der Hand, die Richtung phototaktischer Bewegungen seiner Versuchsobjekte zu jeder beliebigen Zeit zu ändern. So vermögen z. B., wie Loeb an Copepoden, Towle an einem Ostracoden, Verfasser und später auch Schouteden an Cladoceren zeigen konnten, Erschütterungen, also mechanische Reize, den Sinn der Phototaxis umzukehren. Vielleicht läßt sich daraus erklären, warum, wie J. Thompson berichtet, gewisse haliplankto-

Digitized by Google

nische Copepoden, die bei glatter See knapp unter dem Wasserspiegel leben und sogar Luftsprünge auszuführen vermögen, bei bewegter See in die Tiefe tauchen.

Aber auch durch thermische und chemische Reize kann eine Umkehr phototaktischer Bewegungen erzielt werden, und zwar macht:

Temperaturerhöhung oder Konzentrationsherabsetzung	—	phototaktische Organismen	noch mehr —
	+	„ „	—
Temperaturerniedrigung od. Konzentrationserhöhung	—	„ „	+
	+	„ „	noch mehr +

Da es sich bei den Konzentrationsänderungen offenbar um osmotische Vorgänge in den Zellen der Planktonten handelt, können wir auch sagen, daß Wasserverlust von seiten des Organismus wie Abkühlung, Wasseraufnahme wie Erwärmung wirkt.

Nur mit wenig Worten soll im folgenden auf die von Loeb entwickelte Theorie des Tropismus (in unserem speziellen Falle der phototaktischen Bewegungen) eingegangen werden. Loeb findet, daß die auf ein bestimmtes Ziel (hier eine Lichtquelle) gerichteten Bewegungen der Tiere von einem Mechanismus abhängen, der im wesentlichen eine Funktion der symmetrischen Struktur und der symmetrischen Verteilung der Reizbarkeit auf der Körperoberfläche der Lebewesen ist. Symmetrische Punkte der Oberfläche eines Organismus haben gewöhnlich dieselbe Reizbarkeit, d. h. wenn sie in gleicher Weise gereizt werden, erfolgt quantitativ wie qualitativ dieselbe Bewegung; nur die Richtung der Bewegung ist verschieden. Dabei haben dem vorderen Körperende näher liegende Punkte gewöhnlich eine höhere, resp. andere Reizbarkeit wie Punkte der hinteren Körperoberfläche. Wenn diese Kraftlinien, in unserem Falle Lichtstrahlen, die eine Seite eines Organismus in größerer Dichte treffen als die andere Seite, so bleibt offenbar die Spannung der kontraktilen Elemente des Organismus auf beiden Seiten nicht die gleiche, und ein Dreh- oder Krümmungsbestreben muß resultieren; die Drehung oder Krümmung geht so weit, bis die Symmetriepunkte auf beiden Seiten des Organismus wieder unter gleichem Winkel von den Kraftlinien (Lichtstrahlen) getroffen werden. Diese automatische Orientierung eines Organismus in einem Kraftfelde nennen wir eben „Tropismus“ oder zu deutsch: Richtungsbewegung (Pfeffer).

Wenn wir weiters von der Annahme ausgehen, daß das Licht auf die Organismen chemisch wie ein Katalysator wirkt, so werden wir phototaktische Bewegungen überall da erwarten dürfen, wo photosensive Stoffe oder Prozesse vorhanden sind, gleichgültig ob spezielle photorezeptorische Apparate (Augen) vorhanden sind oder nicht, und

Digitized by Google

es muß weiters auch möglich sein, durch chemische Stoffe, insbesondere solche, die im Organismus selbst gebildet werden, die phototaktischen Bewegungen der Planktonten zu beeinflussen. Das ist nun in der Tat Loeb auch gelungen. Junge Exemplare von Cyclops z. B. können durch Säuren, namentlich CO_2, positiv phototaktisch gemacht werden, und ebenso verhalten sich nach meinen Versuchen Artemien; NaHO aber macht sie, jedoch nur weniger ausgesprochen, negativ phototaktisch. Ältere Individuen sind offenbar weniger phototaktisch als die Jugendstadien, d. h. sie bewegen sich nicht in so gerader Linie zum Lichte, aber Loeb konnte zeigen, daß auch sie unter dem Einflusse von Alkali die Lichtseite des Gefäßes, wo sie sich unter dem Einfluß von Säure sammeln, verlassen und an die Zimmerseite gehen, freilich nicht gradlinig, sondern stoßweise und etwas unregelmäßig. Ebenso konnten junge, schwach positiv oder indifferent phototaktische Daphnien mit Säuren, namentlich mit CO_2, sehr energisch positiv phototaktisch gemacht werden.

Wenn wir uns nun daran erinnern, daß die phototaktischen Bewegungen der Planktonten in von Alter, Geschlecht usw. bestimmten, mehrminder gesetzmäßigen, rhythmischen Schwankungen ablaufen, so liegt wohl die Frage nahe, ob nicht die jeweilige „Lichtstimmung" eine Funktion der Schwankungen in der Bildung von Kohlensäure oder anderen Stoffen im Innern des Tieres darstellt. Wir könnten uns z. B. vorstellen, daß sich bei allen jenen positiv phototaktischen Planktonten, die mit zunehmendem Alter immer entschiedener negativ und schließlich vor Eintritt des Todes vollkommen indifferent phototaktisch werden, daß sich bei ihnen jene photosensiven Stoffe nur noch, gleichsam in konzentrierter Form, in den Geschlechtsprodukten (Eiern) anstauen und bedingen, daß die Larve wieder als exzessiv positiv phototaktisches Wesen aus dem Ei schlüpft; wir können auch annehmen, daß „die Erregung von positivem Heliotropismus bei Tieren durch Säuren auf der Hemmung der Bildung oder Wirksamkeit einer antipositiven Substanz (der Kürze halber sei dieser Ausdruck gestattet) beruht." (Loeb). Czapek fand, daß ganz allgemein beim Verlauf von Reizerscheinungen in der Pflanze, bei Tropismen also überhaupt, eine Zunahme der auch in tierischen Geweben verbreiteten Homogentisinsäure stattfand.

Endlich legte sich Ostwald die Frage vor, „ob nicht vielleicht ein Zusammenhang der phototaktischen Erscheinungen mit den Atmungs- oder Oxydationsvorgängen im allgemeinen Sinne, d. h. mit der Gewebeatmung, im Gegensatz z. B. zu den speziellen Oxydationsvorgängen gewisser Nahrungsbestandtteile usw., besteht." Er versuchte dies

Digitized by Google

dadurch klarzulegen, daß er die Einwirkungen des Lichtes auf die Fermente oder Stoffe, welche bei den Oxydationsvorgängen im Tierkörper sicher oder mit großer Wahrscheinlichkeit eine wichtige Rolle spielen, an Extrakten dieser Fermente aus den Geweben und Körperflüssigkeiten derselben studierte. Diese zwei untersuchten Fermente sind die H_2O_2 zersetzende Katalase und die Guajac mit und ohne H_2O_2 bläuende Peroxydase. Nun hat Ostwald seine Untersuchungen zwar, wenn auch vom Studium phototaktischer Daphnien ausgehend, nicht an Planktontieren, sondern an Insekten (hauptsächlich Raupen) vorgenommen. Trotzdem glaube ich sie aber kurz erwähnen zu müssen, da sie mir auch für unsere Fragen von weitgehendster Bedeutung zu sein scheinen.

Es hat sich u. a. ergeben, daß in derselben regelmäßigen Weise, in welcher bei Belichtung der Katalasengehalt im Tierkörper zerstört wird, der Peroxydasengehalt sich vermehrt. Positiv phototaktische Tiere sind außerordentlich katalasereich, aber sehr peroxydasearm, negativ phototaktische Tiere dagegen sehr peroxydasereich und relativ katalasearm. Die entsprechenden positiv und negativ phototaktischen Bewegungen führen zu einer Annäherung dieser beiden Ungleichgewichte aneinander sowie zur Herstellung eines physiologischen Gleichgewichtes oder mittleren Wertes des Konzentrationsverhältnisses der zwei Oxydasen. Weiterhin hat sich gezeigt, daß die phototropische Reaktion an und für sich ein lebenserhaltender Akt ist, indem positiv phototaktische, hungernde Tiere länger im Hellen als im Dunkeln, negativ phototaktische, hungernde Tiere länger im Dunkeln als im Hellen bei sonst vollkommen gleichen Versuchsbedingungen am Leben bleiben.

Indessen sind gewiß Lichtreize nicht die einzigen Reize, die in unserem Spezialfalle die vertikale Wanderung des Planktons verursachen. Auch thermische Reize können eine Fortbewegung der Planktonten zur Reizquelle oder von ihr weg bedingen, und wir sprechen dann von thermotaktischen Bewegungen. Dem Experimentator ist es möglich, entweder durch Versuche bei Lichtabschluß die Lichtreize auszuschalten oder Licht- und Wärmereize zu kombinieren und dann ihre Bedeutung für die „taktischen" Bewegungen im einzelnen Falle genauer festzustellen. Giesbrecht vermutet, daß die täglichen Wanderungen des marinen Planktons unter dem Einflusse des Lichtes, die jährlichen aber unter dem der Temperatur stattfinden. Während weiters Brehm bei der nächtlichen Wanderung des Süßwasserplanktons (wegen dessen nordischen Ursprungs sind es vielfach Kaltwasserformen!) die „Leukophobie" als eine sekundäre, durch Stenothermie

Digitized by Google

hervorgerufene Erscheinung betrachtet, ist für andere Forscher (Weismann, Burckhardt) der Lichtreiz das Primäre und Wesentliche.

Wie beim Lichtreiz können wir auch bei thermischen Reizen eine Reizschwelle und ein Optimum, ein Maximum und Minimum unterscheiden, wir kennen positiv und negativ thermotaktische und für thermische Reize nahezu indifferente Planktonten, die wir dann eurytherm nennen, im Gegensatz zu den stenothermen, die auf bestimmte, enger begrenzte, höhere oder tiefere Temperaturgrade abgestimmt sind.

Vielleicht weniger bedeutungsvoll für die vertikale Wanderung oder zum mindesten in ihrer Bedeutung noch wenig bekannt sind die geotaktischen Bewegungen, welche die Organismen in der Richtung der Schwerkraft in positivem oder negativem Sinn ausführen. Nach Esterly sind die Weibchen von *Cyclops albidus* positiv geotaktisch und werden erst bei Verdunkelung negativ geotaktisch, d. h. sie wandern im Dunkeln zur Wasseroberfläche empor.

Einige Planktonten dürften mit zunehmendem Alter positiv geotaktisch werden, doch ist bei der Beurteilung dieser Erscheinungen besondere Vorsicht geboten, seit Ostwald uns über die Bedeutung der Schwebefähigkeit der Planktonten und der „inneren Reibung" des Wassers aufgeklärt hat.

Für alle jene Planktonten, die in strömendem Wasser leben, also besonders für das Potamoplankton, kämen endlich noch rheotaktische Bewegungen in Betracht, welche die Planktonten veranlassen, gegen den Strom zu schwimmen (positiv rheotaktisch). Wenngleich die Literatur über das „Potamoplankton" schon recht erheblich angewachsen ist, liegen über so prinzipielle Fragen, wie über die rheotaktischen Bewegungen, sowie speziell über die maximale Stromgeschwindigkeit, gegen die Planktonten überhaupt noch aufzukommen vermögen, recht spärliche Daten vor. Für marine Planktoncrustaceen stellte ich als Maximalstromgeschwindigkeit, die noch bewältigt werden kann, 80 sec pro Meter für einen Copepoden mittlerer Größe, 40 sec pro Meter für eine kleine Decapodenlarve fest.

Auch über die Stärke der Lokomotionsfähigkeit des activ sich bewegenden Planktons im ruhigen Wasser, über die Geschwindigkeit des passiven Sinkens und Steigens wissen wir noch recht wenig. Die Progressivbewegung der Cirripedien-Nauplien erfolgt nach Groom und Loeb unter dem Einfluß des Tageslichtes bei einer Temperatur von 15° C mit einer mittleren Geschwindigkeit von zirka 1 mm in der Sekunde. Die Tiere können also in der Stunde einen Weg von 3—4 m zurücklegen und daher im Laufe von 10 Tagesstunden nicht

Digitized by Google

tiefer als etwa 30—40 m gehen. Rotatorien des Süßwassers legen nach eigenen Untersuchungen nur 0,5 mm pro Sekunde zurück u. z. zu Beginn der Wanderung; später nimmt die Geschwindigkeit proportional dem zurückgelegten Wege ab. Bosminen schwimmen fast 5—6 mm weit pro Sekunde, ein Copepode, *Labidocera*, legt in derselben Zeit nach G. H. Parker nur 3 mm zurück; dabei erfolgt aber das Absinken des genannten Krebses dreimal schneller (also 9 mm pro Sekunde) als das Aufwärtsschwimmen. Sein spezif. Gewicht beträgt 1,109 bzw. 1,082 bezogen auf Seewasser.

Positive Rheotaxis ist vielleicht bei der „biologischen Wanderung" der Jungfische aus der Hochsee gegen die Küste (Pleuronectiden?) oder in die Flüsse (Aal?) mit im Spiele. Die an der Küste von vielen benthonisch lebenden Teleostieren zur Nachtzeit abgelegten, planktonischen Eier schweben wegen ihres anfangs geringen spezifischen Gewichtes zur Oberfläche empor und werden von den seewärts wehenden Nachtwinden in reines Wasser der offenen See entführt; alsbald aber werden sie schwerer und sinken etwas ab, um nicht von dem folgenden landwärtswehenden Tagwind in gefährliche Küstennähe zu gelangen. So scheint nach Lo Biancos Beobachtungen die vorsorgliche Natur die hilflos treibende Fischbrut vor den Gefahren der Küstennähe zu bewahren und erst den schwimmbegabten Jungfischen durch rheotaktische Reize den Rückweg zum litoralen Stammsitz zu weisen.

Ein eigenartiges Verhalten konstatierte Loeb bei einigen positiv phototaktischen Krebslarven. Sie gingen wohl an die Lichtseite des Gefäßes, in dem sie sich befanden, vermieden aber die Berührung mit der Glaswand.

Wir haben es hier offenbar mit negativ stereotaktischen oder thigmotaktischen, für zartgebaute Planktonten nicht unwichtigen Bewegungen zu tun, durch welche die Berührung mit festen Körpern möglichst vermieden werden soll. Positive Stereotaxis ist bei Planktonten wohl selten. Sie veranlaßt vielleicht den in der Jugend planktonischen *Fierasfer* später in Holothurien und Muscheln zu leben, doch dürften nach den Untersuchungen Emerys auch positiv rheotaktische Bewegungen beim Einkriechen in die Kloake der Holothurien in Frage kommen.

Da Geotaxis, Rheotaxis und Stereo- oder Thigmotaxis in letzter Linie auf einer durch Veränderung der Druckverhältnisse herbeigeführten mechanischen Reizung der lebendigen Substanzen beruhen, können wir sie mit Verworn auch unter dem Sammelbegriff der Barotaxis vereinigen.

Unter Chemotaxis verstehen wir weiters die Erscheinung, daß

Digitized by Google

bewegungsfähige Organismen sich unter dem Einflusse einseitig einwirkender chemischer Reize entweder zu der Reizquelle hin oder von ihr wegbewegen. Sie dürfte namentlich bei den niedersten Planktonten in Betracht kommen und als Trophotaxis speziell beim Aufsuchen der Nahrung wie sonst im Tierreich von Bedeutung sein. Möchten doch einige Autoren geradezu die vertikale Wanderung des Zooplanktons mit den jeweiligen Verlagerungen des pflanzlichen Produktionsoptimums in ursächlichen Zusammenhang bringen.

Daß auch bei dem Auffinden der Geschlechter taktische Bewegungen in Betracht kommen, wird kaum zu bezweifeln sein; Spürborsten mit Sinneskolben eigner Art, so die Aesthetasken der Copepoden z. B., scheinen der Aufnahme solch spezieller, chemischer Reize zu dienen. G. H. Parker bezeichnet die Männchen der früher schon genannten *Labidocera* den Weibchen gegenüber als positiv chemotaktisch und möchte auch die täglichen vertikalen Wanderungen der ersteren aus dieser Chemotaxis erklären.

Nur der Vollständigkeit wegen möge noch die Galvanotaxis, d. i. die Beeinflussung der Bewegungsrichtung eines frei beweglichen Organismus durch den konstanten elektrischen Strom, angeführt werden. Sie ist für die Organismen offenbar ohne praktische Bedeutung (Pfeffer).

Es wird nicht überflüssig sein, wenn wir uns nun die Frage vorlegen, ob die Einführung des Begriffes der „taktischen Bewegungen" unsere Kenntnis von den periodischen Wanderungen des Planktons tatsächlich zu fördern vermochte oder ob damit einer in ihrem Wesen uns immer noch kaum bekannten Erscheinung nur, wie einige meinen, ein neues, gelehrtes Deckmäntelchen umgehängt worden sei.

Die ältere Schule nahm, wie eingangs erwähnt wurde, eine gewisse Vorliebe oder Abneigung der Planktonten für oder gegen Licht, Wärme u. dgl. an und sprach von Instinkt und Wille, Worte, die alles erklären möchten und eigentlich recht wenig besagen.

Bei den „taktischen Bewegungen" des Planktons aber erkennen wir die Abhängigkeit des Organismus von einem Mechanismus, der im wesentlichen eine Funktion der symmetrischen Struktur und der symmetrischen Verteilung der Reizbarkeit auf der Körperoberfläche der Lebewesen ist. Punkte der Körperoberfläche, welche dem oralen Pole des Körpers näher liegen, haben gewöhnlich eine höhere, resp. andere Reizbarkeit wie Punkte der Körperoberfläche, welche dem aboralen Pole näher liegen.

Treffen nun Kraftlinien, wie z. B. Licht- oder Wärmestrahlen, Schwerkraftlinien u. dgl., die eine Seite des Organismus in größerer

Digitized by Google

Dichte als die andere Seite, so bleibt die Spannung der kontraktilen Elemente auf beiden Seiten des Organismus nicht die gleiche, und ein Drehbestreben muß resultieren, das so lange dauert, bis die Symmetriepunkte auf beiden Seiten des Organismus wieder unter gleichem Winkel von den Kraftlinien getroffen werden (Loeb).

Nun wirken aber gleichzeitig Reize der verschiedensten Art auf die Planktonten ein; wir können uns nach Loeb den Raum, in dem sich das Leben jedes einzelnen Planktonten abspielt, als von Kraftlinien der verschiedensten Art durchzogen vorstellen. Sobald wir imstande sind, den Einfluß jeder einzelnen zahlenmäßig festzustellen, können wir auch, gleichsam als Resultierende eines komplizierten Kräfteparallelogrammes, die taktische Bewegung der Planktonten im voraus bestimmen.

Weiters mag nochmals hervorgehoben werden, daß die Empfänglichkeit für verschiedene Reize auch bei derselben Art je nach Alter, Geschlecht, ja selbst nach dem momentanen Befinden (vor oder nach der Nahrungsaufnahme) recht verschieden sein kann und daß sich der Organismus allmählich auch an gewisse Reize anzupassen vermag, ihnen gegenüber gewissermaßen „immun" wird. So kann z. B. ein plötzlicher, starker chemischer Reiz, etwa durch langen Regen erfolgte Aussüßung des Meerwassers in einem seichten Golf die Planktonten größtenteils vernichten. Andererseits spricht die Existenz eines Brackwasserplanktons für die allmähliche Anpassung an chemische Reize dieser Art.

Die taktischen Bewegungen zeichnen sich endlich durch einen bestimmten Rhythmus aus, der entweder im Organismus selbst begründet sein kann (z. B. in der Ontogenese: in der Jugend positiv phototaktische Planktonten werden im Alter negativ) oder auf gewisse äußere, tellurische Einflüsse zurückgeführt werden kann.

Interessant ist die Beobachtung Walters, daß Haliplanktonten, namentlich die Medusen, auch im arktischen Sommer tagsüber in die Tiefe gehen. Er glaubt diese Beobachtung gerade an Golfstromtieren gemacht zu haben, die mit der wärmeren Strömung in das arktische Gebiet eingeführt worden sind und hier mit großer Zähigkeit an einer in den südlicheren Gebieten üblichen Gewohnheit festhalten, „obschon sie in den neuen Heimstätten gänzlich zwecklos erscheint". Römer konnte diese Beobachtung an Ctenophoren während der „Helgoland-Reise" bestätigen.

Wenn wir all das Vorerwähnte berücksichtigen, werden wir die Verschiedenheiten, die in der vertikalen Schichtung und Wanderung des Planktons da und dort gefunden wurden, begreifen und sie ge-

Digitized by Google

radezu als notwendige Folge der taktischen Bewegungen des Planktons betrachten müssen.

So werden wir z. B. annehmen dürfen, daß in Alpenseen, die an der Ost- und Westseite von hohen Bergketten flankiert werden, wegen der dadurch bedingten Beleuchtungsunterschiede die Zone der maximalen Planktonansammlungen niemals vollkommen parallel dem Seespiegel liegt, sondern schaukelnde Bewegungen ausführen wird (Brehm); in kleinen, wenig tiefen und sehr durchsichtigen Hochalpenseen kann, wenigstens teilweise, die vertikale Wanderung des Planktons durch eine horizontale ersetzt werden, indem die negativ phototaktische Bewegung die Plankton-Entomostraken den schattigen Seeabschnitten zuführt. So kann es geschehen, daß sich bisweilen fast das gesamte Plankton solcher Seen in einer einzigen Bucht ansammelt (Monti).

In solchen Fällen sollte man aber nach Yerkes, Davenport, Cannon und Schouteden überhaupt nicht mehr von phototaktischen Bewegungen (d. s. Bewegungen in der Richtung der Lichtstrahlen), sondern von photopathischen (d. s. Bewegungen nach der Lichtintensität) sprechen. Loeb spricht in diesem Falle von „Unterschiedsempfindlichkeit." Es mag hier auch auf die Experimente Ditlevsens hingewiesen werden, nach denen Zooplanktonten nur photopathisch sein sollen: sie wandern der größten Helligkeit zu, einerlei in welcher Richtung das Licht einfällt. Rádl hält überhaupt das Problem, ob bei phototaktischen Bewegungen von Tieren die Richtung der Lichtstrahlen oder die relativen Beleuchtungsunterschiede maßgebend sind, für absurd, da die Lichtstrahlen nichts Objektives, von den Beleuchtungsunterschieden Trennbares sind.

Die vertikalen Wanderungen werden nur in den seltensten Fällen vom gesamten Plankton in ganz gleicher Weise und in genau gleichem Umfang ausgeführt, wir werden eine Avantgarde und Nachzügler beobachten, und zwischen Formen, die tagsüber nur für kurze Zeit und wenig tief absinken, und solchen, die auch in den dunkelsten Nachtstunden nur wenig und für kurze Zeit emporsteigen, werden sich viele Übergänge finden. Wären die Planktonten groß genug, daß wir ihre Wanderung mit freiem Auge im Freien beobachten könnten, „wir würden am Tage wie in der Nacht ein wirres Auf und Ab wahrnehmen und nur am Tage in der Regel eine massigere Anhäufung in der Tiefe konstatieren, bei Nacht ebensolches an der Oberfläche." (Steuer).

Wir finden ferner, daß einzelne Kräfte, in bestimmter Weise vereint, auf den Planktonten einwirken; so führen positive Phototaxis, mit negativer Geotaxis und positiver Thermotaxis verbunden, wie fürsorgliche Wärter an einem unsichtbaren Gängelbande zahlreiche junge,

Digitized by Google

eben dem Ei entschlüpfte Planktonten den oberen Wasserschichten und damit dem Licht, der Wärme, der Nahrung zu. Anderen, besonders zarten Organismen wie den Velellen geben vielleicht negative Photo- und Thermotaxis, mit positiver Geotaxis vereint, in ruhigeren, tiefen Wasserschichten Gelegenheit zu ungestörterer, vielleicht von Feinden weniger bedrohter Entwicklung.

Aber mit zunehmendem Alter wird die Reizbarkeit allmählich geschwächt, die taktischen Bewegungen flauen ab, und ist der Natur der obligate Tribut alles Lebendigen in neugeschaffenem Leben entrichtet, dann geht der Planktont, von seinen unsichtbaren Lenkern schnöde verlassen, seinem Ende entgegen. Die Nachkommen aber treten mit den ererbten, in ihrem Körper aufgespeicherten, sensiven Stoffen an seine Stelle, und das Spiel wiederholt sich.

Die taktischen Reizfähigkeiten sind demnach im allgemeinen, um mit Pfeffer zu schließen, in einer zweckentsprechenden Anpassung und Kombination ausgebildet.

Während wir so im vorhergehenden uns bestrebten, die vertikalen Wanderungen des Planktons auf taktische Bewegungen zurückzuführen, machte Ostwald den interessanten Versuch, sie nicht physiologisch, sondern rein physikalisch aus seiner Formel der Sinkgeschwindigkeit zu erklären, und möchte den übrigen Faktoren, so auch den taktischen Bewegungen, dabei nur eine Nebenrolle, die unterstützender und hindernder Natur sein kann, zuschreiben. Wenngleich nicht zu leugnen ist, daß Ostwald viele Tatsachen mit großem Geschick zur Stütze seiner Theorie zusammengetragen hat, möchten wir doch Lohmann recht geben, wenn er zur Klärung der Frage in erster Linie „systematisch angestellte quantitative Untersuchungen als Fundament aller weiteren Erklärungsversuche“ verlangt.

Literatur.

1. Bauer, V. Vertikalwanderung des Planktons und Phototaxis. Biol. Cbl. Bd. 29. 1609.
2. Brehm, V. (s. p. 289 Nr. 7).
3. Burckhardt, G. (s. p. 71 Nr. 6).
4. Czapek, F. Stoffwechselprozesse in der geotrop. gereizten Wurzelspitze u. in phototropisch sensiblen Organen. Berichte d. bot. Ges. Bd. 20. 1902.
5. Czapek, F. Stoffwechselprozesse bei hydrotrop. u. bei phototrop. Reizung. Berichte d. bot. Ges. Bd. 21. 1903.
6. Davenport, C. and Cannon, W. B. On the determination of the direction and rate of movement of organisms by light. Journ. Physiol. Bd. 21. 1897.
7. Ditlevsen, H. Forsög over nogle Planktondyrs forhold overfore lys. Ov. Danske Vid. Selsk. Forh. 1906 (Ref. Zool. Jahresber. 1906).

Digitized by Google

8. Emery, C. Le specie del genere Fierasfer nel Golfo di Napoli. Fauna u. Flora Neapel, 2. Monogr., 1880.
9. Esterly, C. O. The reactions of Cyclops to light and to gravity. Am. Journ. Phys. Bd. 18. Nr. 1. 1907.
10. Fuchs, Th. Beiträge z. Lehre über d. Einfluß d. Lichtes auf die bathymetrische Verbreitung d. Meeresorganismen. Verh. k. k. geolog. Reichsanstalt. Wien 1882—83.
11. Giesbrecht, W. (s. p. 227 Nr. 20).
12. Graber, V. Grundlinien z. Erforschung d. Helligkeits- u. Farbensinnes d. Tiere. Prag-Leipzig, Tempsky-Freitag, 1884.
13. Groom, Th. T. and Loeb, J. (s. p. 382 Nr. 26).
14. Lo Bianco, S. (s. p. 274 Nr. 36).
15. Loeb, J. Der Heliotropismus d. Tiere und seine Übereinstimmung mit d. Heliotropismus der Pflanzen. Würzburg 1890.
16. Loeb, J. (s. p. 382 Nr. 47).
17. Loeb, J. Vorlesungen ü. d. Dynamik d. Lebenserscheinungen. Leipzig, Barth, 1906.
18. Loeb, J. Ü. d. Erregung von pos. Heliotropismus dch. Säure. Arch. f. ges. Physiologie. Bd. 115. 1906.
19. Loeb, J. Concerning the theory of tropisms. Journ. exp. Zoology. Bd. 4. 1907.
20. Loeb, J. Ü. Heliotropismus u. d. period. Tiefenbewegungen pelag. Tiere. Biol. Cbl. Bd. 28. 1908.
21. Lohmann, H. (s. p. 162 Nr. 52).
22. Monti, R. (s. p. 72 Nr. 31).
23. Monti, R. Physiobiologische Beobachtungen an den Alpenseen zwischen d. Vigezzo- u. d. Onsernonetal. Forschungsber. Plön. Bd. 12. 1905.
24. Ostwald, W. (s. p. 237 Nr. 18).
25. Ostwald, W. Zur Theorie d. Richtungsbewegungen schwimmender niederer Organismen. Arch. f. ges. Physiologie. Bd. 95. 1903.
26. Ostwald, W. Ü. d. Lichtempfindlichkeit tierischer Oxydasen u. über d. Beziehungen dieser Eigenschaft zu den Erscheinungen des tierischen Phototropismus. Biochem. Zeitschr. Bd. 10. 1908.
27. Parker, G. H. Reactions of Copepods to various stimuli and the bearing of this on daily depth migrations. Bull. U. S. Fish Com. Bd. 20. 1902.
28. Pfeffer, W. Pflanzenphysiologie. II. Bd. Leipzig, W. Engelmann, 1904.
29. Rádl, E. Über den Phototropismus einiger Arthropoden. Biol. Cbl. Bd. 21. 1901.
30. Römer, F. Ctenophoren in: Fauna arctica, 1903.
31. Schaudinn, F. u. Römer, F. (s. p. 121 Nr 41).
32. Schouteden, H. Le phototropisme de Daphnia magna Strauß. Ann. soc. entomol. belgique. Bd. 46. 1902.
33. Steuer, A. (s. p. 101 Nr. 10).
34. Thompson, J. Report of the Copepoda collect. by Fowler from Research. 1896—97. Proc. Zool. Soc. London 1898.
35. Towle, E. A study in the heliotropism of Cypridopsis. Amer. Journ. Physiol. Bd. 3. 1900.
36. Verworn, M. Allgemeine Physiologie. 3. Aufl. Jena, G. Fischer, 1901.
37. Weismann, A. Das Tierleben im Bodensee. Schriften Verein. Gesch. Bodens. Bd. 7. 1876.
38. Yerkes, R. M. Reaction of Entomostraca to stimulation by light. Amer. Journ. Phys. Bd. 3 u. 4. 1900.

Digitized by Google

Kapitel VI.

Die horizontale Verteilung des Planktons.

1. Der Einfluß des Ufers auf das Limnoplankton.

Zurückgreifend auf die früher schon gegebene Übersicht über die verschiedenen Arten, in denen das gesamte Süßwasserleben (Limnobios) in Erscheinung tritt[1]), werden wir im Anschluß an Forel in einem See folgende drei Regionen zu unterscheiden haben:

1. eine Ufer- oder Vadalregion;
2. eine Tiefen-, Grund- oder Profundalregion;
3. eine limnetische Region[2]), die Region des offenen Wassers, den Tummelplatz des Limnoplanktons.

Die Ufer der Seen sind recht vielgestaltig, teils steil abfallend und dann meist fast kahl, teils sanft in den See sich verlierend und reich mit Wasserpflanzen überwachsen, die bisweilen in bestimmter Weise und spezifisch gesondert den Seerand mehrfach umgürten. Die Botaniker bezeichnen dann z. B. einen von Chara gebildeten Innengürtel als Characetum, sprechen weiterhin von einem Nupharetum, Potamogetonetum, Scirpetum, Phragmitetum, Caricetum u. dgl.

Die Abgrenzung der Vadalregion von der profundalen hängt im wesentlichen mit dem verschieden tiefen Eindringen der Lichtstrahlen ins Wasser zusammen. Wir werden die Grenze mit Magnin am besten dahin versetzen, wo die zusammenhängenden Bestände der makrophytischen Vegetation aufhören und demzufolge in nicht wenigen Seen und Teichen eine eigentliche profundale Region vermissen.

Die Bewohner der vadalen und profundalen Region sind in eigentümlicher Weise ihrem Wohngebiet angepaßt. Nach Forel gibt es unter ihnen:

1. Arten, welche meist eine freischwimmende Lebensweise führen, jedoch bisweilen am Boden oder an Pflanzen rasten müssen. So läßt schon der Besitz des „Nackenorgans“ bei nicht wenigen Cladoceren darauf schließen, daß sich diese Krebschen damit zeitweise an feste

1) s. S. 6.

2) Ein wenig glücklicher Ausdruck, da limnetisch alles bezeichnet, was mit dem See in Beziehung steht (Forel).

Digitized by Google

Gegenstände anheften, und die Cyclopiden der Uferregion benützen ihre hakenförmig gekrümmten Antennen dazu, sich mit ihrer Hilfe an dünnen Stengeln gleichsam „vor Anker zu legen".

2. Eine zweite Gruppe setzt sich aus Arten zusammen, welche zwar meist am Boden oder an Pflanzen kriechen, dabei aber des Schwimmvermögens keineswegs entbehren. Stenroos zählt dieser Gruppe der „semilimicolen" Arten zu die meisten Lynceidengattungen unter den Cladoceren, einige Ostracoden und Cyclopiden und viele Rotatorien.

3. Die Schlammbewohner oder limicolen Arten (Kurz) kriechen auf dem Schlamm oder vergraben sich darin. Zu dieser Gruppe gehören viele Mollusken, Oligochaeten, Hirudineen, einige Rotatorien, von Entomostraken Vertreter der Harpacticiden, unter den Cladoceren der träge *Ilyocryptus*, viele Rhizopoden und eine Anzahl von Insektenlarven.

4. Als Beispiel festsitzender Tiere mögen Schwämme, Bryozoen, einige Rotatorien und nicht wenige Protisten erwähnt sein.

In Übereinstimmung mit der Farbe des zumeist wenig klaren Wassers, das sie bewohnen, sind auch die Organismen des vadalen und profundalen Limnobenthos größtenteils gelb oder braun gefärbt und fast nie so durchsichtig wie die für uns wichtigsten Vertreter des dritten großen Lebensbezirkes, des Limnopelagials, die Limnoplanktonten.[1])

Wenn wir im Anschluß an Burckhardt die limnetische Region am besten negativ charakterisieren als jene Partie eines Sees, die weder unter dem direkten Einfluß des Ufers noch unter dem der profundalen Region steht, dann drängt sich die Frage auf, ob und in welcher Weise sie sich als Wohnort einer spezialisierten Lebensgemeinschaft von den Bewohnern der vadalen und profundalen Region sondern läßt.

Es ergeben sich da zunächst zwei Möglichkeiten, je nachdem wir als Vadalregion die übergrünte Uferregion mit der darüberliegenden Wassermasse (Forel) oder ohne diese (Schröter, Zacharias) bezeichnen. Im ersten Falle lassen wir die limnetische Region erst eine

1) Als gleichwertig dem Limnoplankton sind zu betrachten: Limno-Nekton und Pleuston (nach Kirchner); zu ersterem gehören die Fische des freien Wassers, zu letzterem die Lemnarasen, sowie submerse freilebende Pflanzen, kurz alles, was „weder Bodenflora noch Plankton ist". Die für die Ernährung mancher Planktoncopepoden bedeutsamen Pollenkörner gewisser Nadelhölzer, die als „Wasserblüte" oft weit vom Ufer entfernt zu finden sind, schließen sich hier als Beispiel eines „Pseudopleuston" oder „temporären Pleuston" an.

Digitized by Google

gewisse Strecke vom Ufer weg gegen die Seemitte hin beginnen, je nach den lokalen Verhältnissen über mehrere Meter tiefem Wasser, im letzteren Falle reicht sie bis an das Ufer heran.

Nun haben wir aber aus den einleitenden Bemerkungen dieses Abschnittes erfahren, daß nicht wenige Arten der vadalen Region mit einem oft recht ausgiebig verwerteten Schwimmvermögen ausgestattet sind. Diese werden, vermischt mit den echt-limnetischen Formen, den im freien Uferwasser ausgeführten Planktonfängen ein ganz eigenartiges Gepräge geben. So war es naheliegend, entsprechend dem marinen Küstenplankton (= neritisches Plankton) auch im Süßwasser als vermittelndes Glied der vadalen und limnetischen Region ein Uferplankton anzunehmen. Nordquist nennt diese Übergangsregion die „semipelagische Zone", und Korotneff unterscheidet in der Vadalregion des Baikalsees ein planktonarmes „Litoralgebiet" über den Chararasen (darin kleine *Cyclops*, Daphnien, Ostracoden und Dipterenlarven) und darüber hinaus, über Tiefen von 2—100 m, eine planktonreichere „Sublitoralzone" (mit großen Cyclopiden).

In seiner Zusammensetzung und wegen der geringen Durchsichtigkeit und der dunkleren Farben des größten Teiles seiner Komponenten erinnert das Uferplankton vielfach an das Plankton der Teiche, an das sog. Heloplankton, das uns im nächsten Abschnitt beschäftigen wird.

Im allgemeinen werden Seen mit großer Tiefe und weiter Wasserfläche eine schärfere Abgrenzung der Lebensbezirke zulassen als kleinere und namentlich seichtere Wasserbecken. Daß dabei weniger die Größe als vielmehr die Tiefe von ausschlaggebender Bedeutung ist, beweist der Plattensee (Balaton). Seine geringe Tiefe (circa 11 m), die stark entwickelte Phanerogamenflora, die große, den Winden ausgesetzte Fläche bedingen eine solche Ausdehnung der vadalen Region, daß von einem Profundal und Limnoplankton in strengem Sinne kaum mehr gesprochen werden kann. Umgekehrt wirken bei den klaren, tiefen, wenn auch kleinen Alpenseen alle Umstände zusammen, die vadale Region zugunsten der limnetischen zu verkleinern, die hier oft bis nahezu ans Ufer reicht. „Dies bedingen hauptsächlich die Steilheit der Böschung, die Reinheit des Wassers, der Mangel an starken Wellen, also indirekt die kleine Ausdehnung der Seen, endlich und nicht zum geringsten die Armut an Litoral-Phanerogamen." (Burckhardt.) Ein dichter, vadaler Pflanzengürtel wird andererseits vielleicht verhindern können, daß größere Massen Planktons bis ans Ufer herankommen und jedenfalls jederzeit einer großen Zahl seiner schwimmbegabten Bewohner Gelegenheit bieten zu Ausflügen ins limnetische Gebiet.

Digitized by Google

Dementgegen lernte ich gelegentlich meiner Untersuchungen in den toten Donauarmen bei Wien die Chararasen der Uferregion geradezu als Zufluchtsorte überwinternder Planktonten kennen. Wenn im Spätherbst dort die limnetische Region zu veröden beginnt, sammeln sich die Planktonkrebse (hauptsächlich *Diaptomus*) in der vadalen Region an, wo sie in dem reichen Diatomeenbelag der Chararasen einen reich gedeckten Tisch vorfinden. Von den in der Ufernähe abgelegten Dauereiern entwickeln sich auch wieder im Frühjahr viele Planktonten, um dann allmählich gegen die Seenmitte vorzudringen, während die in den mittleren, tiefen Seegründen ruhenden Keime früher oder später zugrunde gehen, wie Wesenberg-Lund, Seligo und Birge für viele Planktonten (Rotatorien, Cladoceren) wahrscheinlich gemacht haben.

Im allgemeinen werden wir finden, daß die Grenze der limnetischen Region nicht so sehr durch das Verschwinden der planktonischen Formen als vielmehr durch die wachsende Beimischung vadaler Organismen markiert wird. Eine scharfe Scheidung beider Regionen ist aber wohl nie möglich. Namentlich in den Hochgebirgsseen finden vielfach starke und fortwährende Grenzüberschreitungen sowohl von seiten der limnetischen als auch der vadalen Tiere statt, so daß der faunistische Unterschied zwischen Ufer und freier Fläche illusorisch wird. Dagegen kommt in den großen tiefen Seen der Ebene die Vermischung der beiden Elemente in höherem Maße durch Annäherung des Planktons an das Ufer, in weit geringerem Umfange durch Übertritt vadaler Tiere in das limnetische Gebiet zustande (Zschokke).

Die starke Vertretung sonst mehrminder vadaler Tiere im limnetischen Gebiet hochalpiner Seen fiel schon Imhof auf und spricht für die große Anpassungsfähigkeit und Widerstandskraft der alpinen Vadalfauna, die wegen ihrer polyzyklischen Vermehrung unter den extremen Bedingungen der Hochalpenseen hier offenbar besser zu gedeihen vermag als die vielfach monozyklisch sich vermehrende Planktonfauna (Cladoceren) in den Seen der Ebene. Auffallend viele vadale Cladoceren finden sich im Plankton nordamerikanischer Seen, so in den Twin Lakes in Kolorado (Juday).

Zur Vermischung des Limnoplanktons mit fremden Elementen trägt neben dem Vadal auch die Tiefenregion bei. Aus den Untersuchungen von Samter und Weltner geht hervor, daß die *Mysis relicta* in den baltischen Seen in den Wintermonaten vorzugsweise am Scharberg lebt, während des Sommers aber die tiefsten Stellen des Seebodens bewohnt. Das Tier sitzt und läuft auf ihm, kann aber

Digitized by Google

auch sich von ihm abschnellen und ein Stück darüber hinschwimmen. „Daraus ergibt sich, daß man *Mysis* gelegentlich auch mit dem pelagischen Netze fangen kann.“ (Samter.) Im Vierwaldstättersee fing Burckhardt *Cyclops viridis*, daneben *Canthocamptus*, Heliozoen, einmal eine *Piscicola* und einen Jungfisch als Vertreter der profundalen Fauna mit dem Planktonnetz. Als Einwanderer aus der Tiefenregion ist ferner *Difflugia hydrostatica* (Fig. 108 S. 197) zu betrachten, wie denn überhaupt vielen Rhizopoden des Süßwassers das zeitweilige Auftreten von Gasvacuolen im Körper ein Aufsteigen in die limnetische Region ermöglicht. In holsteinischen Seen sollen profundale Diatomeen mit dem sog. Diatomeenrasen, einem dichten, den Boden überziehenden Filz aus Diatomeen verschiedenster Art, ebenfalls durch Gasausscheidung in die Höhe gehoben werden. „Die Rasenfetzen zerfallen im Wasser, so daß man die nicht limnetischen Arten auch im Plankton findet.“ (Apstein.) Daß sogar festsitzende Tiere, vom Substrat losgelöst, in der limnetischen Region angetroffen werden können, beweist der schon früher (S. 189) erwähnte Fund von freischwimmenden Hydren (*Hydra fusca*) „in nicht unbedeutender Anzahl“ in einem kleinen, sehr planktonreichen, norwegischen See. (Huitfeldt-Kaas.)

Fig. 211.
Chydorus sphaericus O. F. M.
(Nach Steuer.)

Die Mengenverhältnisse, in denen das Plankton mit Formen des Benthos vermischt ist, werden nach Ort und Zeit erheblichen Schwankungen unterliegen. Im allgemeinen werden wir in der Nähe des Ufers und knapp über dem Grunde die höchsten Zahlen erwarten dürfen. Im Vierwaldstättersee ist nach Burckhardt ein Anwachsen der vadalen Beimischungen in Distanzen von weniger als 100 m vom Ufer unverkennbar, im übrigen aber nie beträchtlich.

Einige Organismen, die in großen Seen ausschließlich der Vadalregion angehören, werden in einigen seichteren Becken mitten unter den Planktonten angetroffen. Ein bekanntes Beispiel hierfür ist eine Cladocere, *Chydorus sphaericus* (Fig. 211), und man hat daher die Ansicht geäußert, daß sich dieser Krebs gewissermaßen unter unsern Augen an das limnetische Leben anpasse; ähnlich verhält sich *Alonella nana*.

Wesenberg-Lund beobachtete, daß *Chydorus sphaericus* parthenogenetisch sich vermehrend im Sommer in der pelagischen Region lebt, im Herbst aber ins Litoral auswandert, wo sich dann Männchen

Digitized by Google

und Weibchen mit Ephippien finden. Brehm nennt solche Formen „sommerpelagisch“ und möchte diese Herbstwanderungen zur Eiablage ins Litoralgebiet mit den Laichzügen einiger Hochseefische vergleichen. *Bosmina longirostris* lebt im Obersee bei Reval im Gegensatz zu *B. coregoni* vadal und gesellt sich nur zu gewissen Zeiten (im Juni) zum Plankton (Schneider).

Wenn wir alle diese Momente berücksichtigen, wird uns die Schwierigkeit einer scharfen Abgrenzung planktonischer und benthonischer Lebensbezirke ohne weiteres verständlich.

Während z. B. Forel und Imhof zu Beginn ihrer Seenforschungen alle in der limnetischen Region aufgefundenen Organismen ohne Unterschied registrierten, möchte Apstein „alle nicht echten Planktonspezies ausscheiden.“ Schon Pavesi sieht sich genötigt, die Planktonkrebse der norditalienischen Seen in „animali autoctoni del mezzo dei laghi“ oder eupelagische und „forestieri o invasori di una terra straniera“ oder tycholimnetische zu trennen.

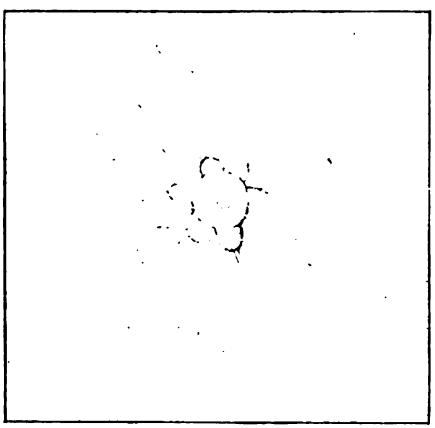


Fig. 212. *Staurophrya elegans Zach.* (Nach Zacharias).

Heute unterscheiden wir unter den Bewohnern der limnetischen Region:

1. Echt oder aktiv, oder eulimnetische Planktonten, das sind solche, welche sich zeitlebens im freien Wasser aufhalten, also dort ihre Lebensbedingungen finden und dort sich auch fortpflanzen.

2. Passiv limnetische sind (nach Apstein) solche Formen, die an limnetischen Organismen festsitzend im freien Wasser ihr Leben verbringen, ohne ihren Träger aber zumeist nicht lange der limnetischen Fauna und Flora angehören würden; man hat sie wohl auch epiplanktonisch genannt. Vorticellen, Acineten, Choanoflagellaten, verschiedene Diatomeen würden hier einzureihen sein. Einige der diesen nahestehende Formen, so *Staurophrya elegans* (Fig. 212) aus norddeutschen Seen und einigen russischen Flüssen, scheinen sich allerdings auch vollständig frei im Wasser bewegen zu können. (Zacharias.) Auch *Epistylis lacustris* wird völlig freischwimmend in deutschen Seen und Teichen gefunden. Verhältnismäßig viel

Digitized by Google

passiv-limnetische Formen (unter anderm den Parasiten *Trichodina pediculus* Ehbg. und die gewöhnlich sessile *Vorticella nebulifera*) fand Krause freischwimmend im Plankton einiger Seen in Preußen. Reich an passiv-limnetischen Flagellaten sind nach Bachmann die schottischen Seen.

3. Als zufällig limnetische oder tycholimnetische (nach Pavesi) Planktonten werden wir solche Formen bezeichnen, die nur durch ungünstige Umstände (Wind, Strömung) in die limnetische Region verschlagen sind; sie bilden z. B. bisweilen die Hauptmasse des Fluß- oder Potamoplanktons.

4. Die hemi-, auch mero- oder periodisch limnetischen Organismen verbringen infolge ihres Entwicklungsganges nur einen Teil ihres Lebens in der limnetischen Region, den anderen im Benthos (*Dreyssensia*, Fig. 145 S. 218, das Rotator *Melicerta ringens* u. a.) oder gar im Geobios (Corethralarve). Hier schließen sich wohl auch die bathylimnetischen Organismen Kirchners an, welche neben ihrem planktonischen Verhalten ein häufiges Vorkommen im litoralen Benthos zeigen.

5. Pseudolimnetisch wollen wir alle Vorkommnisse des freien Wassers nennen, die mit dem eigentlichen Plankton wohl nichts zu tun haben (Detritus, Insektenleichen usw.), aber immerhin, wie wir später noch sehen werden, beim Studium der limnetischen Region berücksichtigt zu werden verdienen und zuweilen, gerade für die Praxis, von nicht zu unterschätzender Bedeutung sind. („Luftnahrung" der Fische!)

Nach Pantocsek gehören zum Pseudoplankton auch die durch Sauerstoffentwicklung vom Boden losgelösten Diatomeen, während er zum „akzessorischen Plankton" die durch Wellenschlag usw. losgelösten Formen rechnet.

Literatur.

1. Apstein, C. (s. p. 7 Nr. 1).
2. Bachmann, H. (s. p. 17 Nr. 2).
3. Birge, E. A. (s. p. 71 Nr. 4).
4. Brehm, V. (s. p. 332 Nr. 9).
5. Burckhardt, G. (s. p. 71 Nr. 6).
6. Forel, F. A. La faune profonde des lacs suisses. Mém. cour. 1884.
7. Forel, F. A. (s. p. 8 Nr. 10).
8. Huitfeldt-Kaas, H. (s. p. 120 Nr. 25).
9. Imhof, O. E. Notizen über die pelagische Fauna der Süßwasserbecken. Zool. Anz. Bd. 10, 1887.
10. Juday, Ch. (s. Kap. V. 1. 19).
11. Korotneff, A. de (s. p. 352 Nr. 22).

Digitized by Google

12. Krause, T. Planktonproben aus ost- u. westpreuß. Seen. Arch. f. Hydrobiol. Bd. 2. 1906.
13. Kurz, W. Über limicole Cladoceren. Z. f. wiss. Zool. Bd. 30. Suppl. 1878.
14. Lampert, K. (s. p. 8 Nr. 15).
15. Magnin, A. Les Lacs du Jura Nr. 1. Généralités sur la limnologie jurassienne. Lyon-Paris 1895.
16. Nordquist, O. Die pelagische u. Tiefseefauna der größeren finnischen Seen. Zool. Anz. Bd. 10. 1887.
17. Pantocsek, J. Adnotationes phycologicae territorii Posoniensis. Verh. Ver. Natur. u. Heilk. Preßburg. Bd. 22. 1902.
18. Pavesi, P. Altra serie di ricerche e studii sulla fauna pelagica dei laghi italiani. Atti Soc. Venet.-Trent. Padova. Bd. 8. 1883.
19. Samter, M. u. Weltner, W. Biologische Eigentümlichkeiten der Mysis relicta, Pallasiella quadrispinosa und Pontoporeia affinis, erklärt aus ihrer eiszeitlichen Entstehung. Zool. Anz. Bd. 27. 1904.
20. Schneider, G. Der Obersee bei Reval. Arch. f. Biontol. Bd. 2. 1908.
21. Schröter, C. u. Kirchner, O. (s. p. 352 Nr. 31).
22. Seligo, A. (s. p. 48 Nr. 44).
23. Stenroos, K. E. (s. p. 252 Nr. 19).
24. Steuer, A. (s. p. 101 Nr. 10).
25. Wesenberg-Lund, (s. p. 17 Nr. 19).
26. Zacharias, O. Beobachtungen am Plankton des Groß. Plöner Sees. Forschgsb. Plön. Bd. 2. 1894.
27. Zacharias, O. Ergänzung zu meiner früheren Beschreibung von Staurophrya. Forschgsber. Plön. Bd. 10. 1903.
28. Zschokke, F. (s. p. 48 Nr. 55).

2. Helo- und Potamoplankton.

War durch die grundlegenden Arbeiten der ersten Seenforscher das Interesse für limnologische Arbeiten überhaupt, durch die Untersuchungen von Weismann, Apstein, Imhof u. v. a. das für limnoplanktologische Studien im speziellen lebhaft angeregt worden, so darf doch nicht verschwiegen werden, daß eben durch dieses Verfolgen vorgezeichneter Bahnen die Untersuchungen der nicht minder interessanten benthonischen Organismen, sowie der hydrobiotischen Lebensgemeinschaften in kleineren Wasseransammlungen, Teichen und Weihern vor allem, mit den raschen Fortschritten auf limnoplanktologischem Gebiete nicht gleichen Schritt hielten. Schon vor einem Dezennium machte Zacharias auf diese „Einseitigkeit, bei der wir nicht beharren dürfen", aufmerksam und regte insbesondere zum Studium des Planktons der Weiher und Teiche an. Mit dem Worte Heleoplankton bezeichnet Zacharias zum Unterschiede von dem Seen- oder Limnoplankton die Gesamtheit der freischwebenden Tier- und Pflanzenformen ganz flacher Wasserbecken, insbesondere diejenige unserer Fisch- und Zierteiche.

Digitized by Google

Einer Charakterisierung des „Heleoplankton“ werden wir füglich eine Definierung der Begriffe „See“ und „Teich“ vorausschicken müssen.

Forel bezeichnet als See im weiteren Sinne „eine allseitig geschlossene, in einer Vertiefung des Bodens befindliche, mit dem Meere nicht in direkter Kommunikation stehende stagnierende Wassermasse.“ Da bei dieser Definition die Größenverhältnisse keine Rolle spielen, ist auch jeder Wassertümpel „ein See im kleinen und als solcher der Schauplatz limnologischer Erscheinungen im verkleinerten Umfang.“

Lediglich aus Zweckmäßigkeitsgründen werden wir daher unterscheiden:

1. Seen im engeren Sinne, d. h. solche Seen, die eine zentrale Region besitzen, in welcher die Tiefe des Wassers genügend groß ist, um das Eindringen der vadalen Flora auszuschließen.

2. Weiher (étangs), das sind Seen von so geringer Tiefe, daß die submerse vadale Flora überall Fuß fassen kann.[1])

3. Sümpfe endlich sind Weiher von so geringer Tiefe, daß sich überall die durch ihre über den Wasserspiegel emporreichenden Triebe ausgezeichnete Sumpfflora entwickeln kann.

Eine schärfere Trennung ist nicht möglich, schon aus dem Grunde, weil im Laufe seiner Entwicklung „jeder See einmal zum Weiher und schließlich zum Sumpf“ wird, es sei denn, daß durch irgendeine Ursache seine normale Entwicklung gestört wird.[2]) (Forel.)

Nach der eben gegebenen Einteilung werden z. B. die meisten der bisher so gründlich untersuchten norddeutschen Seen gar nicht als eigentliche Seen aufzufassen sein, sondern nach Fuhrmann eher Zwischenstufen zwischen Seen und großen Sümpfen darstellen, für die Chodat den bezeichnenden Namen „lac-étang“ vorgeschlagen hat.[3])

Ebensowenig werden wir auch das Limnoplankton vom Helo-

1) Die Fischer nennen Teich ein Wasserbecken, „welches angestaut und trocken gelegt werden kann“, im Gegensatz zum See, der nicht abgelassen werden kann. (M. von dem Borne.)

2) Damit soll allerdings nicht gesagt sein, daß jeder Weiher und jeder Sumpf ein an seiner äußersten Altersgrenze angelangter See sei. Beide können auch ganz anderen Ursachen ihre Entstehung verdanken. (Forel.)

3) Zacharias unterscheidet neben diesen „Seenteichen“ noch „Teichseen“ (étangs-lacs), das sind seichtere Gewässer, welche neben den sogleich zu besprechenden helophilen Phytoplanktonten auch die typischen Diatomeen des Limnoplanktons enthalten. Lemmermann möchte aber trotzdem vorläufig nur Seen und Teiche unterschieden wissen.

Digitized by Google

plankton scharf zu trennen vermögen. So soll, um nur ein Beispiel anzuführen, das Plankton eines kleinen, seichten, innerhalb der holländischen Nordseedünen liegenden Süßwassersees (Zwanewater) nach den Untersuchungen Redekes einen Übergang zwischen Helo- und Limnoplankton darstellen, indem es ausschließlich Formen enthält, die diesen beiden Typen gemeinschaftlich angehören. Die reichen Phanerogamenbestände, die gerade in kleinen Wasseransammlungen zur üppigsten Entfaltung kommen können, werden eine stärkere Vermischung des Planktons mit vadalen Formen erwarten lassen; daraus läßt sich wiederum auf eine Ähnlichkeit des Heloplanktons mit dem Uferplankton gewisser Seen schließen.

Tatsächlich zeigt das Heloplankton, verglichen mit dem Plankton großer Seen, eine nicht unbeträchtliche Anzahl solcher Formen, die wir früher als „tycholimnetisch" bezeichneten. Ihre Zahl würde ohne Zweifel noch größer sein, wenn man alle jene Formen dazurechnen würde, die nur zur Nachtzeit ins freie Wasser ausschwärmen und am Morgen wieder zur benthonischen Lebensweise zurückkehren.

Eine hervorragende Rolle spielen im Heloplankton unter den Cladoceren die Ceriodaphnien (Fig. 213g), Arten der Gattungen *Bosmina*, *Acroperus*, *Linceus* (*Alona*), *Alonella* (*Pleuroxus*) und *Chydorus* (Fig. 211, S. 400), unter den Copepoden einige vadale *Cyclops*-Arten sowie *Diaptomus vulgaris* (Fig. 213f.), und selbst ein Muschelkrebs, *Cyclocypris laevis*, tritt, wie es scheint, in kleineren Gewässern bisweilen planktonisch auf.

Bei nicht wenigen tycholimnetischen Planktonten scheint die „Grenzüberschreitung" aus dem Benthos in das freie Wasser mit der maximalen Entwicklung der bezüglichen Planktonten im Zusammenhang zu stehen. Thallwitz konnte z. B. in einem sächsischen Teich die Beobachtung machen, daß Arten, die immer schon in der Uferzone zu beobachten waren, zu einer gewissen Zeit in so rege Entwicklung kamen, daß viele Individuen nicht nur ins Plankton übertraten, sondern sich dort sogar so gedeihlich weiter vermehrten, daß ihre Individuenzahl über die vieler anderer Planktonten die Oberhand gewann und daß diese Organismen eine Zeitlang die Planktonfänge mit an erster Stelle charakterisierten.

Da müssen wir uns denn doch fragen, ob wir überhaupt berechtigt sind, von einem „Heleoplankton" zu sprechen. Sind doch zahlreiche seiner größeren Vertreter in der Lage, die „schwebende" Lebensweise jederzeit aufzugeben, sie werden bei der beschränkten Bewegungsfreiheit oft genug auf Grund geraten und auch in ihrer Ernährung vielfach auf den Boden angewiesen sein (Walter).

Digitized by Google

Immerhin ist es auffallend, daß viele jener Formen, die das Heloplankton zusammensetzen, sich wohl mit den Uferformen mischen, aber doch in so geringer Zahl, daß man das freiere Wasser als ihr eigentliches Wohngebiet ansprechen kann. Ein Planktont des eben erwähnten sächsischen Teiches (Moritzburger Großteich), die *Leptodora hyalina* (Fig. 79, S. 164), nähert sich dem Ufer nur an tieferen Stellen. Auch bei solchen Formen, die in identischen Arten sowohl das freie Wasser als auch die vadale Region oder gar kleine, benachbarte Tümpel bewohnen, hat es den Anschein, als würden sich jene Individuen, die sich einmal für die limnetische oder die vadale Region als Wohnsitz entschieden, den speziellen Lebensbedingungen sofort anpassen und ihr Wohngebiet nicht ohne Not verlassen.

Genaue Messungen an einer *Bosmina*-Art, die zuerst von Stenroos und später vom Verfasser vorgenommen wurden, haben ergeben, daß die vadal lebenden Individuen von denen im freien Wasser desselben Beckens so verschieden sind, daß sie sich als besondere „Formae" unschwer unterscheiden lassen. Alle diese Momente sprechen dafür, daß dem Ausdruck „Heleoplankton" eine gewisse Berechtigung nicht abzusprechen ist.

Dazu kommen aber noch weitere spezifische Merkmale des Heloplanktons. Wie zuerst Zacharias zeigen konnte, beherbergen nämlich unsere Teiche und Tümpel auch Planktonspezies, die in den großen Seen entweder gar nicht oder doch nur sporadisch vorkommen. Dies gilt namentlich von gewissen Mikrophyten, die den Familien der Protococcaceen (Fig. 213b) und Desmidiaceen (Fig. 213a) angehören. „Diese Arten dürften ihre Urheimat in den flachen Gewässern selbst haben, da sie noch gegenwärtig auf dieselben beschränkt sind „und nur dort die günstigsten Existenzbedingungen zu finden scheinen." Zacharias möchte es sogar als ein charakteristisches Merkmal des Heloplanktons bezeichnen, daß der pflanzliche Bestand desselben weit weniger von limnetischen Bacillariaceen, als vielmehr von Repräsentanten der obengenannten Algenfamilien gebildet wird. Der Grund hierfür ist wohl in dem größeren Reichtum des Teichwassers an gelösten oder suspendierten humösen Substanzen zu suchen. Dafür spricht auch das Fehlen der Desmidiaceen in solchen kleinen Seen, die im übrigen ein Heloplankton besitzen, deren Wasser aber arm an den erwähnten Substanzen ist wie z. B. der Kalterersee in Tirol (Huber).

Das Teich- und Tümpelplankton unterscheidet sich also namentlich durch seine größere Mannigfaltigkeit an Mikrophyten vom Seenplankton. Während weiters die Schizophyceen hier wie dort in

Digitized by Google

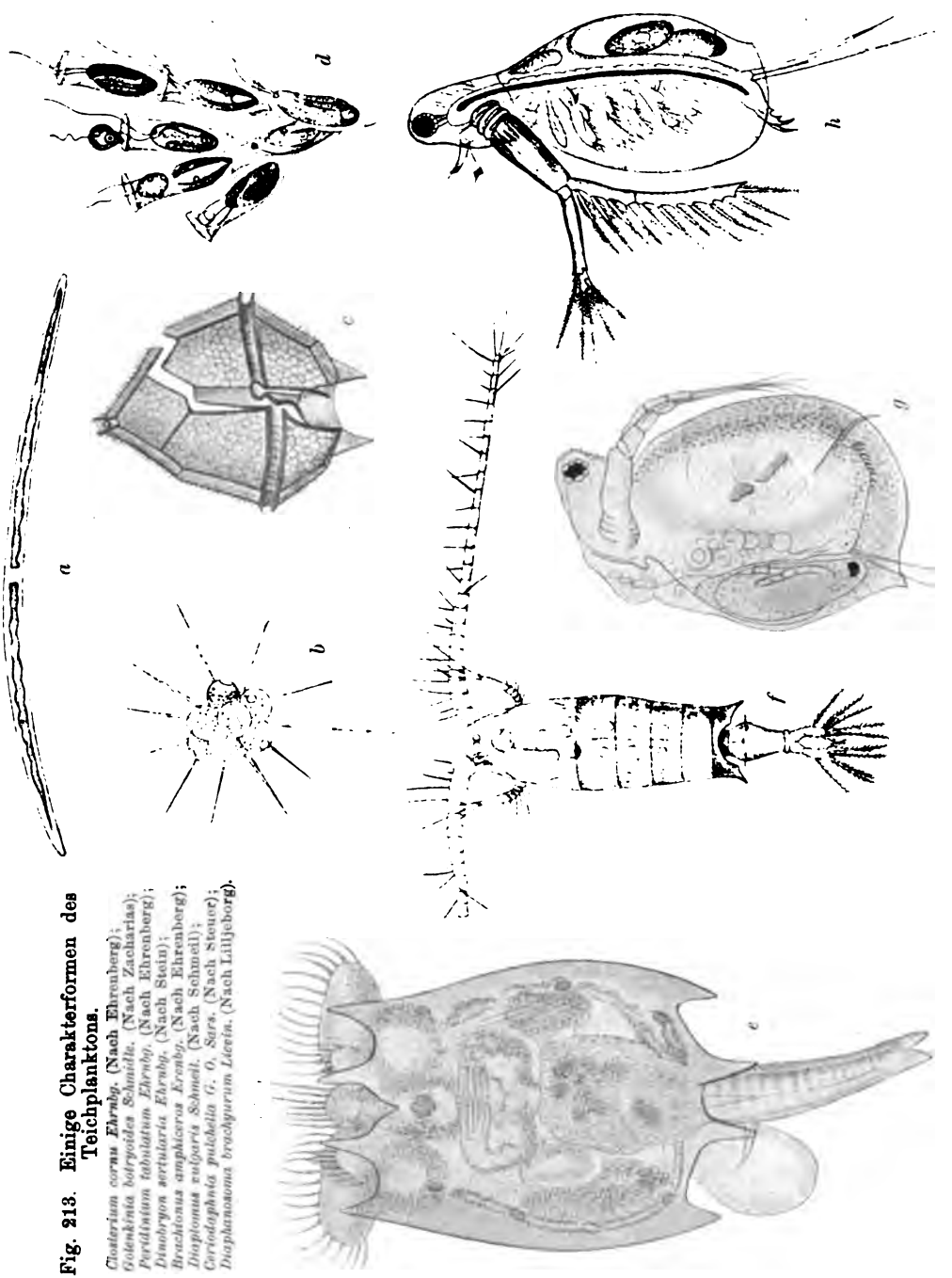


Fig. 213. Einige Charakterformen des Teichplanktons.

a Cloeterium cornu Ehrnbg. (Nach Ehrenberg);
b Golenkinia botryoides Schmidle. (Nach Zacharias);
c Peridinium tabulatum Ehrnbg. (Nach Ehrenberg);
d Dinobryon sertularia Ehrnbg. (Nach Stein);
e Brachionus amphiceros Ecnbg. (Nach Ehrenberg);
f Diaptomus vulgaris Schmeil. (Nach Schmeil);
g Ceriodaphnia pulchella G. O. Sars. (Nach Steuer);
h Diaphanostoma brachyurum Liévin. (Nach Lilljeborg).

Digitized by Google

gleichen Arten vertreten sind, fällt im Heloplankton noch besonders die reiche Beteiligung gewisser Rotatorien aus den Gattungen *Brachionus* (Fig. 213e), *Schizocerca* und *Pedalion* auf.

Auf den spezifischen Charakter des Crustaceenplanktons der Teiche haben wir bereits hingewiesen (S. 405).

Schließlich zeichnet sich das Heloplankton auch noch dadurch aus, daß mehrere zur Schwebefauna der Seen gehörige Arten von *Glenodinium*, *Staurophrya* (Fig. 212), *Bythotrephes* (Fig. 123, S. 207) u. a. ihm fast vollständig zu fehlen scheinen. Wenn wir allerdings uns daran erinnern, daß auch *Bythotrephes* in seiner nordischen Heimat in kleinen Tümpeln gefunden wurde, daß ein Planktont von scheinbar nicht minder dem Planktonleben angepaßtem Habitus, die *Leptodora*, in kleinen Wassergräben zu leben vermag, wenn wir ferner bedenken, daß wir überhaupt fast alle „eulimnetischen" Formen, die wir aus den großen Seen zu fischen gewohnt sind, gelegentlich auch in kleinen flachen Gewässern antreffen, müssen wir zugestehen, daß das gesamte Limnoplankton weit weniger ausschließlich auf das Leben im freien Wasser angewiesen ist als das Haliplankton.

In unseren kleinen Teichen und Tümpeln zeigt uns das Plankton in seinen engeren Beziehungen zum Benthos ein ursprüngliches Verhalten, und schon aus diesem Grunde würde das Heloplankton dem Limnoplankton gegenüber die weitgehendste Berücksichtigung verdienen.

Daß dem Heloplankton der Fischteiche daneben auch noch eine eminente praktische Bedeutung als Nahrung der Jungfische zukommt, mag an dieser Stelle nur angedeutet werden.

Gerade für die experimentelle Planktonforschung sind unsere Fischteiche ein ergiebiges Feld. Der Einfluß von verschiedenen Dung- und Futtermitteln auf die Zusammensetzung und Entwicklung des Planktons, die Bedeutung der periodischen Trockenlegung und Abfischung für die Produktionskraft des Planktons u. v. a. Fragen lassen sich hier am besten studieren.

An eben erst angelegten Zierteichen läßt sich auch gut die allmähliche Entfaltung des Planktons beobachten. Zacharias untersuchte im Sommer 1897 zwei solcher Kulturteiche in Leipzig, die kurz vorher mit Flußwasser (aus der Pleiße) angefüllt worden waren, und fand darin eine reiche Schwebewelt vor. Diese Beobachtung führte zu systematischen Planktonuntersuchungen des fließenden Wassers, worüber damals erst vereinzelte Beobachtungen von Lauterborn, Schütt, Schröder u. a. vorlagen, während heute bereits der Erforschung des Fluß- oder Potamoplanktons eine stattliche Zahl z. T. recht umfangreicher Veröffentlichungen gewidmet ist.

Digitized by Google

Schon Schütt hatte sich gelegentlich seiner Untersuchungen über die Schwebeflora des Amazonas die Frage nach dem Ursprung derselben vorgelegt und dahin beantwortet, daß die eigentliche Heimat dieser potamischen Schwebeflora in den oberen Gebietsteilen des betreffenden Flusses, in den Gräben und Bächen des Oberlaufes, gesucht werden müsse, und daß die dort vorhandene Grundflora, wenn sie durch die Wasserbewegung mit fortgerissen werde, die scheinbare Planktonflora des Unterlaufes bilde. Die Mehrzahl der Planktologen sieht indessen die Strecken mit schwachem Gefälle, die stillen Buchten und Altwässer, eventuelle von den Flüssen durchströmte Seen, als die hauptsächlichsten Vermehrungsherde für das pflanzliche und tierische Potamoplankton an, und es hat auch nicht an Stimmen gefehlt, die überhaupt das Wort „Potamoplankton" als einen allzufrüh in die Welt gesetzten Terminus bezeichneten (Skorikow). So urteilt z. B. Schmidle über das Flußplankton: „Dieses setzt sich nämlich zum größten Teil aus den »limnetischen« Arten der Altwässer und ruhigen Seitenarme zusammen, welche in den offenen Strom getrieben werden und nun längs des ganzen unteren Laufes verbreitet werden. Daß es schwebende »potamische« Organismen nicht geben kann, d. h. solche, welche sich an das Leben im fließenden Wasser angepaßt hätten, ist eigentlich selbstverständlich, sie müßten denn wie gewisse Fadenalgen angeheftet sein oder wie die Fische die Fähigkeit haben, gegen den Strom zu schwimmen." In wie unzureichendem Maße dies aber dem Plankton möglich ist, haben wir bereits erwähnt (S. 389).

Allein wir haben früher gesehen, daß auch das Plankton großer Seen nicht derart angepaßt ist, wie man früher angenommen haben mochte, insofern sich fast alle Limnoplanktonten auch im Heloplankton wiederfinden. Und so wie wir diese beiden Kategorien mehr nach ihrem allgemeinen Charakter, nach der artlichen Zusammensetzung als nach der speziellen Anpassung an ihr Wohngebiet auseinanderzuhalten vermochten, werden wir auch das Potamoplankton in erster Linie nach dem auffallenden Vortreten gewisser „Leitorganismen" zu beurteilen haben, aber dabei immer auf „Ausnahmen von der Regel" gefaßt sein müssen.

Dem geübten Planktonforscher wird es in vielen Fällen nicht schwer fallen, bei der Untersuchung einer Süßwasserplanktonprobe festzustellen, ob dieselbe aus einem Fluß oder Teich stammt.

Im allgemeinen werden wir das Heloplankton als Tierplankton, das Potamoplankton als Pflanzenplankton anzusprechen haben.

Daß dieser von Zimmer aufgestellte Satz aber nicht ohne Ausnahme ist, beweist z. B. das Plankton zweier russischer Flüsse. Nach

Digitized by Google

Zernow ist das Plankton der Wjatka Pflanzenplankton, das der Schoschna, die sich in die Wjatka ergießt, aber hauptsächlich Tierplankton.

Wir werden daher vielleicht besser wie folgt zu unterscheiden haben:

Flußplankton ist namentlich zur Zeit des Produktionsmaximums Bacillariaceenplankton, während im Heloplankton, wie wir hörten, Protococcaceen und Desmidiaceen unter den pflanzlichen Komponenten tonangebend sind (Schröder). Unter den Planktozoën sind im Teichplankton die Kruster, im Flußplankton aber die Rotatorien vielfach vorherrschend (Zimmer).

Das fast durchgehends starke Vortreten der pflanzlichen Elemente im Potamoplankton dürfte wohl einfach auf einen Ausleseprozeß, bedingt durch die verschiedene Art der Ernährung, zurückzuführen sein. Die nach der herrschenden Ansicht auf vorgebildete organische Nahrung angewiesenen Planktontiere der Altwässer müssen, einmal in den Strom eingeschwemmt, hier nach einer kürzeren oder längeren Strecke zugrunde gehen, da sie mit ihren dem stillen Wasser angepaßten Bewegungsorganen völlig außerstande sind, in dem stark strömenden Wasser des Flusses genügende Nahrung in Gestalt von Diatomeen, Flagellaten usw. zu erbeuten. Ganz anders die Pflanzen und die Chromatophoren führenden Flagellaten. Sie sind durch ihr Chlorophyll befähigt, unter Einwirkung des Lichtes die zur Erhaltung ihrer vitalen Funktionen nötigen Stoffe durch Assimilation direkt zu gewinnen. Daher kommt es auch, daß beispielsweise eine Diatomee viele Meilen weit in einem Strome schwebend mitgeführt werden kann, ohne ihre Lebenstätigkeit zu unterbrechen, ja selbst ohne die Fähigkeit der Vermehrung durch Teilung einzubüßen (Lauterborn).

Wir werden nach dem Gesagten das Potamoplankton als eine biologische Gruppe oder Biocoenose von Schwebewesen definieren, die im fließenden Wasser lebt und vorzüglich durch Bacillariaceen (*Asterionella, Melosira, Synedra, Fragilaria, Stephanodiscus*) und Rotatorien (*Asplanchna, Brachionus, Anuraea, Gastropus, Polyarthra, Synchaeta*) repräsentiert wird.

Ein weiterer, nicht unwichtiger Unterschied des Potamoplanktons gegenüber dem Heloplankton ist seine Armut sowohl in quantitativer als auch zumeist in qualitativer Hinsicht, seine meist reichliche Mischung mit Fremdkörpern, Sand, Steinchen, kurz Detritus aller Art. Das Elbeplankton wird z. B. hauptsächlich verunreinigt durch 1. fein zerteilten Ton, 2. Sand, 3. organischen Detritus (Volk). Der Rhein enthält nach Lauterborns langjährigen Beobachtungen jederzeit, auch wenn das Wasser völlig klar und durchsichtig grün scheint,

Digitized by Google

sehr zahlreiche mikroskopische kleine Sandkörnchen, die in ihrer Masse diejenigen der gefischten Organismen bei weitem übertreffen. In nicht wenigen Flüssen ist der Planktongehalt unmessbar klein, so z. B. im Donaustrom bei Wien, wenn nicht, wenigstens zeitweise, gleich Null, im Illinois River beträgt nach Kofoids sorgfältigen Angaben das monatliche Planktonmittel 2,71 ccm pro 1 cbm Wasser.

Als Beispiele des Artenreichtums des Potamoplanktons mögen folgende Zahlen dienen:

Nach den Untersuchungen von Brunnthaler und dem Verfasser führt die Donau bei Wien kaum 25 Mikrophyten und neben Insektenlarven nur wenige Rotatorien und drei Entomostrakenarten mit sich; im Rhein fand Lauterborn zur Herbstzeit 9 eigentliche Phytoplanktonten und 10 Zooplanktonten nebst einer ziemlichen Anzahl von pseudo-planktonischen Lebewesen. Dem Neckar (bei Mannheim) fehlen eigentliche Planktonorganismen so gut wie völlig, „denn der Neckar hat jetzt kaum mehr eigentliches Altwasser", und Flußregulierungen sind eben der Entwicklung des sogenannten Potamoplankton wenig förderlich.

Auffallend reich scheint das Plankton einiger russischer Flüsse zu sein, namentlich zur Sommerszeit. Meißner sammelte z. B. um diese Zeit in der Wolga bei Saratow allein 54 Entomostraken, darunter 24 ausschließlich planktonische; im Plankton des Wolgadeltas fanden zur Frühlingszeit Bolochonzeff 67 pflanzliche und Zykoff über 40 tierische Formen. Reinhard sammelte in dem buchtenreichen Donjec in kaum einem Monat ca. 135 Phytoplanktonarten. Skorikow fischte im Flusse Udy (Gouv. Charkow) 78 Rotatorienarten, von denen allerdings nur 33 die mittleren Partien des Wassers bevölkern und nur 6 Arten ständige Planktonkomponenten des Flusses bleiben.

Artenreich muß auch das Elbeplankton bei Hamburg genannt werden, das nach Volk aus über 1000 Arten und Varietäten bestehen soll, die aber allerdings nur z. T. echte Planktonformen sind.

Noch recht wenig wissen wir über das Potamoplankton außereuropäischer Flüsse. Aus dem Illinois River zählt Kofoid gegen 100 Phyto- und an die 400 Zooplanktonarten auf. Das Frühlingsplankton des Jang-tse-kiang enthält neben sehr viel Detritus 79 Arten von Pflanzen und 25 von Tieren; doch auch von diesen sind die meisten Grund- und Uferbewohner (Lemmermann)

Es war ja zu erwarten, daß sich nur wenige Komponenten des Potamoplanktons jenen zuzählen lassen, die wir früherhin als „eulimnetische" bezeichneten.

Im Anschluß an Zimmer und Schröder können wir etwa folgende Gruppen unterscheiden:

Digitized by Google

1. Eupotamische Planktonorganismen: das sind diejenigen, die sowohl im fließenden Wasser des Flusses als auch im stehenden der Teiche, Uferbuchten und Altwässer zusagende Lebensbedingungen finden, die sich im einen wie im andern vermehren. Die hierher gehörigen Organismen sind die hauptsächlichsten Bestandteile des Potamoplanktons (z. B. die Hauptmasse der Rotatorien).

2. Tychopotamische Planktonten, das sind solche, welche nur im stehenden Wasser alle Lebensbedingungen finden, und, wenn sie in fließendes Wasser kommen, zwar weiter leben, jedoch sich nicht vermehren, die also stets nur zufällig ins Potamoplankton geraten. Bei normalem Wasserstande nur in vereinzelten fortgerissenen Exemplaren vorhanden, beteiligen sie sich nur bei Hochwasser zahlreicher an der Zusammensetzung des Flußplanktons. In diese Gruppe gehören nach Zimmer die meisten Crustaceen.

3. Benthopotamische Planktonten, das sind die mit der Strömung emporgerissenen Grundformen. Unter den Pflanzen wären die zahlreichen vom Grunde emporgewirbelten Diatomeen hier einzureihen. Schröder konnte wiederholt beobachten, wie sich vom schlammigen Flußbett der Ohle und Lohe über handgroße Stücke von Oscillatorienfilzen durch die Gasblasen der assimilierenden Bacillariaceen an die Oberfläche des Flusses emporhoben, um dann von der Strömung desselben fortgerissen und zerteilt zu werden.

Hier würden sich weiters auch die früher als „passiv-limnetisch" bezeichneten Organismen, die wir füglich jetzt „passiv-potamisch" nennen müßten, anreihen, sowie die zeitweilig potamischen, z. B. *Cyphoderia*, *Arcella* (nach Prowazek); endlich vielleicht noch jene, die sich normalerweise überhaupt nur im tiefen Wasser über dem Grunde des Flußbettes aufhalten, wie z. B. nach den Untersuchungen Zernows zahlreiche Copepoden.

4. Pseudopotamische Planktonten (= Pseudoplankton) haben zwar mit der Plankton-Fauna und -Flora nichts zu tun, sind aber als Indikatoren für Wasserverschmutzung oft von großer praktischer Bedeutung. Textilfasern, Stärkekörner, Muskelfasern, kurz Detritus aller Art würde hier anzureihen sein.

5. Autopotamische Planktonten, das sind solche Planktonorganismen, die augenscheinlich einem Leben im fließenden Wasser angepaßt sind. Nur der Vollständigkeit wegen möchte ich an dieser Stelle auf jene Schizomyceten verweisen, die bisher ausschließlich in Flüssen gefunden wurden, so *Micrococcus rhenanus* aus dem Rhein, *Sarcina alba* aus dem Wasser der Chemnitz, *Bacillus liquidus* aus Themsewasser, *Microspira danubica* aus der Donau u. v. a. (Migula).

Digitized by Google

Schröder glaubte zwei im Potamoplankton endogene Algen gefunden zu haben, nämlich *Actinastrum hantzschi* Lagerh. var. *fluviatile* Schröder (Fig. 214) und *Synedra ulna* (Nitzsch) Ehrb. var. *actinastroides* Lemmermann, und machte darauf aufmerksam, daß diese Formen nach dem gleichen morphologischen Typus, dem Sterntypus, gebaut sind. Indessen fand später Lemmermann beide Arten nicht nur in Flüssen, sondern auch in Teichen und Seen wieder, so daß sie kaum als „autopotamisch" weiter gelten können. Derselbe Autor glaubte auch in der schwächeren oder stärkeren Krümmung der *Melosira*-Fäden eine Anpassung an die größere oder geringere Wasserbewegung zu erblicken. Nach neueren Untersuchungen scheint es aber, „daß auch wohl noch andere bislang unbekannte Faktoren in Rechnung zu ziehen sind". Autopotamische Zooplanktonten sind aber überhaupt noch nicht namhaft gemacht worden. Es wäre aber immerhin möglich, daß sich die eigentümliche Cladocerengattung *Bosminopsis* (= *Bosminella*, Fig. 215) als autopotamisch erweist, da sie

Fig. 214. *Actinastum hantzschi var. fluviatile Schröder.* (Nach Schröder.)

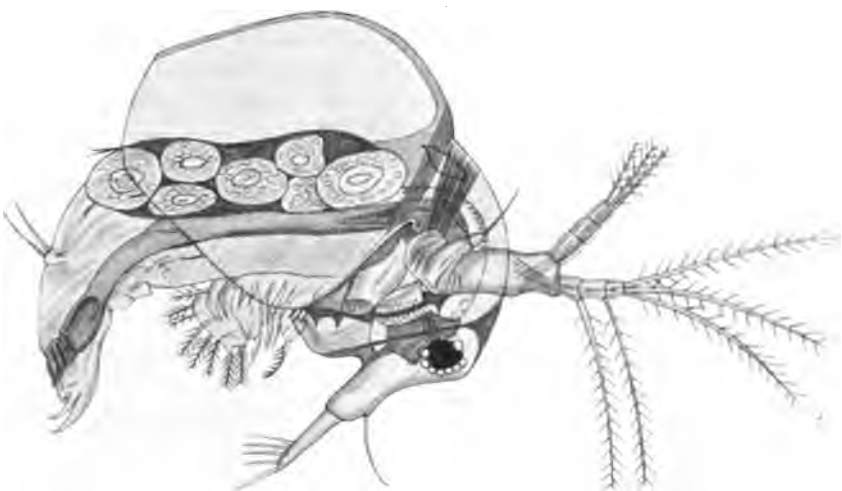


Fig. 215. *Bosminopsis zernowi Linko* ♀. (Nach Meißner.)

bisher fast[1]) nur in Flüssen gefunden wurde, und zwar in Europa im Wolgagebiet (Zernow, Meißner, Linko) und in Südamerika im La

1) In Japan wurde sie allerdings kürzlich auch in nicht fließendem Wasser gefunden. (Anm. bei der Korrektur.)

Digitized by Google

Plata, Paraguay und Amazonas (Richard, Daday und Stingelin); Ähnliches gilt für einige Süßwasserquallen.

Noch wenige Daten liegen über die Art der horizontalen und vertikalen Verbreitung der Potamoplanktonten vor.

Skorikows Untersuchungen der Rotatorienfauna des Udyflusses ergaben durchschnittlich in $^1/_2$ l Wasser aus dem Uferplankton 259 Individuen und in dem gleichen Volumen aus dem Wasser der Flußmitte 411 Exemplare. Nach der Tiefe scheinen die Rotatorien an Zahl konstant abzunehmen, während die Crustaceen nahe am Grunde am häufigsten sind, wie aus folgender Zusammenstellung desselben Autors zu ersehen ist:

	0 m	1 m	2 m	3 m	4 m
Rotatorien	357	156	41	56	8
Crustaceen	0	1	1	7	12
Prozentualverhältnis der Rotatorien zu allen Tieren	91,5	88,6	45,5	12,2	2

Wichtig für die Entfaltung des Potamoplanktons in qualitativer wie in quantitativer Hinsicht sind vor allem folgende Momente:

1. Die Entstehungsweise des Flusses. Es werden z. B. Flüsse, die wie die Newa als mächtiger Strom einem See entspringen, von diesem auch zugleich ein charakteristisches Plankton mit auf den Weg bekommen.

2. Die Stromgeschwindigkeit, die, wie wir bereits früher (S. 107) erwähnten, dem Planktongehalt verkehrt proportional ist (Schröders Gesetz).

3. Die Flußlänge. Je länger ein Fluß ist, desto mehr ist seinen aus dem Quellgebiete, den Zuflüssen, toten Armen und stillen Buchten stammenden Organismen zur Entwicklung Gelegenheit gegeben. So erklärt Kofoid z. B. die Planktonarmut des Spoon River, eines Nebenflusses des Illinois River, aus seinem kurzen Lauf. Solch „junge Gewässer" beherbergen auch meist eine rasch sich entwickelnde Organismenwelt, und eine Anreicherung mit Plankton findet erst dann statt, wenn das Wasser in einem See aufgehalten wird (Kofoids Gesetz, s. S. 106).

4. Die Anzahl, Entstehung und der Wasserreichtum der Nebenflüsse. Im allgemeinen wird das Plankton des Hauptflusses durch die Nebenflüsse „verdünnt", so wie es im Verlauf seiner Reise durch das Plankton etwaiger Altwässer „verdickt" wird. So übertrifft der Planktongehalt der Altwässer des Illinois River nach Kofoid den des Stromes selbst 1,3—17 mal, und durch den bereits erwähnten Spoon River wird seine Planktonquantität um etwa 10% vermindert.

5. Die Anzahl und Ausdehnung der Altwässer und Häfen. Das Plankton zeigt in ihnen, z. B. nach Schorlers Untersuchungen an

Digitized by Google

der Elbe bei Dresden, zeitweilig eine so riesige Massenentfaltung, daß selbst nahrungsreiche und ertragsfähige Teiche mit ihnen nicht konkurrieren können. Dabei ist das Plankton der Häfen und Altwässer oft im Gegensatz zum Flußplankton reines Crustaceen- und Rotatorienplankton und daher für den Fischbestand von höchster Bedeutung.

Besonders lehrreich sind die Planktonverhältnisse in solchen Buchten, die regelmäßig zeitweise, während des Niederwasserstandes, vom Strom getrennt werden. Anfangs ist das Plankton hier wie dort vollkommen gleich. Bald aber nach der Trennung treten im Plankton des nun isolierten Beckens bedeutende Veränderungen ein, die von Bolochonzew an der Wolga genauer verfolgt wurden.

Das Plankton der abgetrennten Bucht verliert allmählich seine Diatomeen, die Leitformen des Potamoplanktons; auch die Cyanophyceen gehen an Zahl zurück, während die Crustaceen und Flagellaten sich zu vermehren beginnen. Diese Unterschiede, die in unserem Falle freilich nur periodisch sind und beim nächsten Hochwasser wiederum verschwinden, werden nur dann erhalten bleiben und sich sogar verstärken, wenn durch Dammbauten, wie das bei Stromregulierungen der Fall ist, solche Altwässer plötzlich vom Strom für immer getrennt werden. Dadurch wird eine weitere quantitative Bereicherung des Planktons erfolgen und auch den gelegentlich importierten Fremdlingen zur dauernden Ansiedlung immer günstigere Gelegenheit geboten werden können — eine Vermutung, die ich z. B. bezüglich der heute noch sporadisch auftretenden Daphniden in der 1876 abgedämmten „alten Donau" bei Wien äußerte.

6. Der jeweilige Wasserstand des Flusses. Bei normalem Wasserstande kommen nach Zimmer in einem Flußlaufe eine bestimmte Reihe von Formen in gewissem Mengenverhältnisse vor. Beginnt nun das Wasser zu steigen, so vermindert sich die Anzahl der meisten dieser Formen. Zugleich aber erscheinen andere aus den Uferbuchten zugeschwemmte Arten, die bei normalem Wasserstande nicht oder doch nur in sehr geringer Zahl vorhanden waren. Auch diese verschwinden dann bei höher steigendem Wasser wieder, so daß bei Hochwasser meist so gut wie gar kein Plankton im Flusse mehr enthalten ist.

Im allgemeinen zeigen indessen verschiedene Flächen- und Tiefenausdehnungen verschiedener Flüsse nur geringe Beziehungen zur Planktonproduktion; in einem und demselben Flußlaufe scheint jedenfalls möglichste Konstanz der hydrographischen Bedingungen die Planktonproduktion günstig zu beeinflussen.

7. Der Wechsel der Jahreszeiten und im Zusammenhang

Digitized by Google

damit Änderungen der Temperatur und Lichtintensität. Da wir späterhin noch die Frage der jahreszeitlichen Änderungen des Planktons in qualitativer und quantitativer Hinsicht in allgemeinerer Fassung zu beantworten haben werden, mag hier nur folgendes kurz erwähnt werden.

Nach Schröders Untersuchungen des Oderplanktons läßt sich dort

1. das Winterplankton nur negativ charakterisieren durch den Mangel echter Schwebewesen;
2. das Frühlingsplankton ist als *Synedra-*,
3. das Sommerplankton als *Asterionella-*,
4. das Herbstplankton wieder als *Synedra*-Plankton zu bezeichnen.

In der Donau bei Wien folgt nach Brunnthaler auf das *Synedra*-Plankton im Februar, im März bis Mai *Melosira* und *Fragilaria*, und vom Juni ab hauptsächlich *Asterionella*.

Im Weserplankton unterscheidet Lemmermann folgende Perioden:

1. Erste Bacillariaceen-Chlorophyceen-Periode (Sept. — Okt.),
2. Erste Bacillariaceen-Periode (Nov. — Mai),
3. Zweite Bacillariaceen-Chlorophyceen-Periode (Juni — Juli),
4. Bacillariaceen-Chlorophyceen-Flagellaten-Periode (August),
5. Zweite Bacillariaceen-Periode (Sept.).

In der Themse folgt nach Fritsch einem Mischplankton ein *Melosira*-Plankton, diesem ein *Synedra*-Plankton; die Wolga führt nach Zernoff im Winter ein typisches *Melosira*-Plankton.

Das Potamoplankton zeigt weiters auch nach den Jahrgängen nicht unerhebliche Verschiedenheiten. Wie z. B. aus Volks und Schorlers Elbeuntersuchungen hervorgeht, war in qualitativer Hinsicht die Zahl der Phytoplanktonten und noch mehr die der Zooplanktonten im Jahre 1904 größer als im Normaljahre 1905; in quantitativer Hinsicht wurde 1904 im Mittel fast das doppelte an Planktontieren wie im folgenden Jahre beobachtet, und zwar 1904 dreimal soviel Rädertiere, aber viel weniger Kruster als 1905. Schorler fand im Sommer 1904 bei Dresden in 1 l Elbewasser 39, zum größten Teil pflanzliche Organismen.

Bedeutende unter dem Einfluß der verschiedenartig sich kombinierenden äußeren Bedingungen stehende Abweichungen vom allgemeinen quantitativen Planktonzyklus konnte auch Kofoid an dem durch fünf Jahre beobachteten Plankton des Illinois River feststellen.

Wechselnde Temperatur und Beleuchtung haben auf diese Schwankungen offenbar einen erheblichen Einfluß. Jedenfalls fallen Minimal-

Digitized by Google

produktion regelmäßig mit Minimaltemperatur zusammen. Im Frühjahr gehen aufsteigende Temperatur- und Planktonkurve parallel, weniger einheitlich ist der Abfall der Planktonproduktion gegen den Winter zu an das Absinken der Temperatur gebunden. Immerhin vermag ein schöner warmer Herbst den Niedergang des Planktons zu verzögern, wie ein frühes Frühjahr den Aufschwung des Potamoplanktons zu beschleunigen vermag.

Auch der Lichteinfluß ist deutlich wahrnehmbar, indem die Monate mit stärkerer Belichtung und weniger trüben Tagen 1,6—7 mal mehr Plankton hervorbringen, als die dunklere Jahreshälfte und Zeiten abnormer Dunkelheit mit einem Rückgang der Planktonproduktion zusammenfallen.

8. Reinheit des Wassers. Mehr als in Seen und Teichen wird das gesamte Leben und damit auch das Plankton der Flüsse in seiner Entwicklung durch Verunreinigung des Wassers beeinflußt. Es verdient aber hervorgehoben zu werden, daß eine Verunreinigung des Wassers nicht jederzeit und notwendigerweise eine Verarmung des Planktons zur Folge haben muß. So kann durch reichliche Zufuhr gelöster N-haltiger Substanzen zuweilen geradezu eine Massenentwicklung von Cyanophyceen und Chlorophyceen hervorgerufen werden. Den Planktonreichtum eines der Rheinau-Häfen möchte Lauterborn darauf zurückführen, „daß dem Hafen von den hier verkehrenden zahlreichen Schiffen aus eine leichte »Düngung« durch Fäkalien zuteil wird, die ja, wie wir von unseren mit Jauche gedüngten Karpfenteichen her wissen, die Entwicklung der Mikroflora und damit der Mikrofauna zu fördern imstande sind".

Die viel geringere Planktonquantität des zweiten Rheinau-Hafens erklärt derselbe Biologe damit, daß in ihn das Abwasser aus dem „Klärbecken" einer chemischen Fabrik mündet. In dem Klärbassin selbst konnte überhaupt kein Plankton nachgewiesen werden.

Bei der Untersuchung verschmutzter Flußläufe, die bisher fast ausnahmslos von Chemikern und Bakteriologen vorgenommen worden waren, darf heute der Biologe nicht fehlen; er wird bei einer „biologischen Wasseranalyse" neben den Benthosformen auch das Potamoplankton zu beachten haben; namentlich das „pseudopotamische Plankton" kann uns da über den Ursprung der Verunreinigung Aufschluß geben.

Besondere Bedeutung kommt jenen Planktonten zu, die als „Leitformen" der Wasserverunreinigung neben mehreren Bodenformen in Frage kommen. *Volvox globator*, *Triarthra longiseta* und *Brachionus* z. B. kommen häufig genug in vollkommen reinen Seen vor. Wo aber

Digitized by Google

städtische Abwässer u. dgl. in einen Fluß geleitet werden, pflegen sie sich oft massenhaft zu vermehren, und man kann dann beim Auftreten von *Brachionus*-Schwärmen mit Sicherheit auf eine organische Verunreinigung schließen. Besonders ist das der Fall, wenn sie mit anderen, für Wasser mit organischen Verunreinigungen typischen Organismen (*Euglena viridis*) vergesellschaftet auftreten.[1]) Auch *Rotifer vulgaris*, ein typischer Schlamm- und Uferbewohner, ist, wenn er massenhaft planktonisch auftritt, ein untrügliches Zeichen einer ziemlich starken organischen Verunreinigung.

Eine große Aufgabe fällt dem Potamoplankton bei der Selbstreinigung der Flüsse zu. Das Plankton der Havel ist z. B. nach Marsson im Sommer so reichlich (Wasserblüte), daß ein jeder 2 m lange Zug mit einem kleinen Netz aus Seidengaze mehrere ccm zutage fördert. „Durch diesen großen Reichtum an Planktonten aller Art vermag die breite Havel die ihr selbst und die ihr aus der Spree zugeführten Schmutzstoffe leicht zu verdauen."

Literatur.

1. Bolochonzeff, E. N. (= Bolochoncew = Balachonzeff). Beobachtungen über das Phyto-Plankton der Wolga im Sommer des Jahres 1902. Jahrb. d. biolog. Wolga-Station. Saratow 1903. (Ref. Bot. Cbl. Bd. 95. Jahrg. 25. 1904).
2. Borne, M. von dem. Handbuch d. Fischzucht u. Fischerei. Berlin, Parey, 1886.
3. Brunnthaler, J. Plankton-Studien I. Das Phytoplankton d. Donaustromes bei Wien. Verh. zool. bot. Ges. Wien. Jahrg. 1900.
4. Chodat, R. Etudes de biologie lacustre. Bull. de l'herbier Boissier. Bd. 6. 1898.
5. Chodat, R. (s. p. 71 Nr. 7).
6. Daday, E. v. Das Genus Bosminella. Zool. Anz. Bd. 26. 1903.
7. Forel, A. Handbuch der Seenkunde; Allgemeine Limnologie. Bibl. geogr. Handbücher von F. Ratzel. Stuttgart, Engelhorn, 1901.
8. Fritsch, F. E. Further observations on the phytoplankton of the River Thames. Annals of Botany. Bd. 17. 1903.
9. Fritsch, F. E. Algological Notes. VI. The Plankton of some english rivers. Annals of botany. Bd. 19. Nr. 73. 1905.
10. Fuhrmann, O. (s. p. 352 Nr. 13).
11. Huber, G. Der Kalterersee (Südtirol). Arch. Hydrobiol. Bd. 2. 1907.
12. Kofoid, C. A. (s. p. 47 Nr. 27).

1) Noch fast nichts wissen wir über Leitformen verschmutzten Meerwassers; nach meinen Planktonuntersuchungen im Canale grande in Triest möchte ich eine Verwandte von *Euglena, Eutreptia lanowi* (Fig. 38 S. 93), die bezeichnenderweise dort ebenfalls in Massen in Gesellschaft von vielen Rädertieren auftrat (*Synchaeta*), für eine Leitform marinen Schmutzwassers halten.

Digitized by Google

13. Kolkwitz, R. u. Marsson, M. Grundsätze für die biolog. Beurteilung d. Wassers nach seiner Flora und Fauna. Mitteilungen d. kgl. Prüfungsanstalt f. Wasserversorgung u. Abwässerbeseitigung H. 1. 1902.
14. Lauterborn, R. Beiträge z. Rotatorienfauna d. Oberrheins u. s. Altwasser. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 6. 1893.
15. Lauterborn, R. Die Ergebnisse einer biolog. Probeuntersuchung d. Rheins. Arb. kaiserl. Gesundheitsamt. Bd. 22. H. 3. 1905.
16. Lauterborn, R. Bericht ü. d. Erg. d. vom 2.—14. Okt. 1905 ausgef. biol. Unters. d. Rheins a. d. Strecke Basel-Mainz. Arb. kaisl. Gesundheitsamt. Bd. 25. 1907.
17. Lemmermann, E. Beiträge z. K. d. Planktonalgen. III. Neue Schwebealgen a. d. Umgebung von Berlin. Ber.deutsch. bot. Ges. Bd. 18. H. 1. 1900.
18. Lemmermann, E. Das Plankton d. Weser bei Bremen. Arch. Hydrobiolog. Bd. 2. 1907.
19. Lemmermann, E. Das Plankton d. Yang-tse-kiang (China). Arch. Hydrobiol. Bd. 2. 1907.
20. Lemmermann, E. Protophytenplankton von Ceylon. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 25. 1907.
21. Lindau, Schiemenz, Marsson, Elsner, Proskauer und Thiesing. Hydrobiolog. u. hydrochemische Untersuchungen über die Vorfluter-Systeme der Bäke, Nuthe, Panke u. Schwärze. Vierteljahresschr. f. gerichtl. Medizin u. öffentl. Sanitätswesen. 3. Folge. 21. 1901. Supplementheft.
22. Linko, A. Bosminopsis im europ. Rußland. Zool. Anz. Bd. 24. 1901.
23. Marsson, M. Die Fauna u. Flora d. verschmutzten Wassers und ihre Beziehungen zur biol. Wasseranalyse. Forschungsb. Plön. Bd. 10. 1903.
24. Marsson, M. Die Abwasserflora und -fauna einiger Kläranlagen bei Berlin. Mitt. kgl. Prüfungsanstalt f. Wasserversorgung. H. 4. 1904.
25. Meißner, W. Notiz ü. niedere Crustac. d. Wolgaflusses bei Saratow. Zool. Anz. Bd. 26. 1902.
26. Meißner, W. Notiz ü. d. Plankton d. Flusses Murgeb. Zool. Anz. Bd. 28. 1904.
27. Prowazek, S. Das Potamoplankton d. Moldau u. Wotawa. Verh. zool. bot. Ges. Jahrg. 1899.
28. Redeke, H. C. Planktononderzoekingen in het Zwanewater bij Callantsoog. Haarlem 1903. (Ref. Botan. Cbl. Bd. 96. Nr. 1. Jahrg. 25. 1904).
29 Reinhard, L. Z. K. d. Phytoplanktons von Donjec. Arb. d. Naturf. Gesellsch. a. d. Univ. Charkow. Bd. 39. 1904.
30. Richard, J. Description d'un nouveau cladocère. Bull. Soc. zool. France. Bd. 20. 1895.
31. Schmidle, W. Die von Prof. Volkers u. Dr. Stuhlmann in Ost-Afrika gesammelten Desmidiaceen. Englers bot. Jahrb. Bd. 26. 1898.
32. Schorler, B. Das Plankton der Elbe. Zeitschr. f. Gewässerkunde. Bd. 3. 1900.
33. Schorler, B. Mitt. ü. d. Plankton der Elbe bei Dresden im Sommer 1904. Arch. f. Hydrobiol. Bd. 2. 1907.
34. Schorler, B., Thallwitz, J. u. Schiller, K. (s. p. 352 Nr. 30).
35. Schröder, B. Planktologische Mitteilungen. Biol. Cbl. Bd. 18. 1898.
36. Schröder, B. (s. p. 121 Nr. 45).
37. Schröder, B. Ü. das Plankton der Oder. Ber. d. deutsch. botan. Ges. Bd. 15. 1897.

Digitized by Google

38. Schütt, F. (s. p. 228 Nr. 56).
39. Skorikow, S. A. Materialien z. Erforschung d. Evertebratenverbreitung d. Flusses Udy. Statist. Material a. d. J. 1896. Trav. de la Soc. nat. Univ. Imp. Charkow. Bd. 31. 1897.
40. Skorikow, S. A. Die Erforschung des Potamoplanktons in Rußland. Biol. Cbl. Bd. 22. 1902.
41. Skorikow, S. A. Über das Sommerplankton der Newa u. a. einem Teile des Ladogasees. Biol. Cbl. Bd. 24. 1904.
42. Skorikow, S. A. Beobachtung ü. d. Plankton d. Newa. Biol. Cbl. Bd. 25. 1905.
43. Stenroos, K. E. (s. p. 252 Nr. 19).
44. Steuer, Ad. (s. p. 101 Nr. 10).
45. Volk, R. (s. p. 163 Nr. 70).
46. Volk, R. Hamburgische Elb-Untersuchungen. I. u. VIII. Mitt. a. d. Nat. Mus. Hamburg. Bd. 19 u. 23. 1903, 1906.
47. Walter, E. Über die Frage der Bonitierung. Fischerei-Zeitung Neudamm. Bd. 8. 1905.
48. Wesenberg-Lund, C. (s. p. 17 Nr. 19).
49. Zacharias, O. Das Heleoplankton. Zool. Anz. Bd. 21. 1898.
50. Zacharias, O. Das Potamoplankton. Zool. Anz. Bd. 21. 1898.
51. Zacharias, O. Untersuchungen ü. das Plankton der Teichgewässer. Forschungsber. Plön. Bd. 6. Abt. II. 1898.
52. Zacharias, O. Über einige biolog. Unterschiede zwischen Teichen u. Seen. Biol. Cbl. Bd. 19. 1899.
53. Zernow, S. A. (s. p. 275 Nr. 54).
54. Zimmer, C. Über das tierische Potamoplankton. Biol. Cbl. Bd. 18. 1898.
55. Zimmer, C. Das tierische Plankton der Oder. Forschungsber. Plön. Bd. 7. 1899.
56. Zykoff, W. Ü. das Winterplankton der Wolga bei Saratow. Zool. Anz. Bd. 26. 1903.
57. Zykoff, W. Bemerkungen ü. d. Plankton d. Altwässer d. oberen Jenissees. Zool. Anz. Bd. 26. 1903.
58. Zykoff, W. Bemerkungen ü. d. Plankton d. Wolgadeltas. Zool. Anz. Bd. 29. 1906.
59. Zykoff, W. Ü. d. Winterplankton d. Wolga bei Romanow-Borinoglebsk. Zool. Anz. Bd. 29. 1906.

3. Das Plankton der Salzseen und das Brackwasser-(Hyphalmyro-) Plankton.

Der Nachweis, daß Plankton tatsächlich auch im fließenden Wasser zu gedeihen vermag, führt uns logischerweise zu der Frage, wie sich die Planktonverhältnisse wohl an der Mündung der Flüsse gestalten mögen, ob der steigende Salzgehalt etwa das Süßwasserplankton vernichtet oder gar zur Entstehung eines spezifischen Brackwasserplanktons Anlaß bietet. Da der Salzgehalt hier jedenfalls eine große Rolle spielt, wird es uns zunächst interessieren, die Planktonverhält-

Digitized by Google

nisse in jenen Binnengewässern kennen zu lernen, deren Wasser mehr minder salzig ist.

Die Limnologie unterscheidet temporäre und permanente Seen, ferner Seen ohne Abfluß oder Endseen und Seen mit Abfluß oder Flußseen; bei letzteren kann der Abfluß entweder intermittierend oder konstant sein.

Da nun das dem See zufließende Wasser immer mineralische Bestandteile in Lösung enthält, durch die Verdunstung aber fast nur reines Wasser entführt wird, reichert sich das Wasser der Endseen immer mehr mit gelösten Substanzen (Salzen) an, und aus den Süßwasserseen können so mit der Zeit Salzseen werden.[1]) Der relative Salzgehalt ist im wesentlichen vom Wasserstande des Sees abhängig. Bei intermittierenden Flußseen kann der Salzgehalt bei niederem Wasserstande, wenn der Abfluß untätig ist, steigen, bei Hochwasser, wenn der Abfluß wieder in Funktion tritt, sinken. Der Salzgehalt solcher Seen ist deshalb abhängig von dem der Zuflüsse und der Länge der Zeit, während deren der Abfluß tätig ist.

Es lassen sich nach diesen Gesichtspunkten unterscheiden:

1. Süßwasserseen, d. s. zumeist Seen mit permanentem Abfluß.
2. Brackwasserseen, d. s. Flußseen mit intermittierendem Abfluß.
3. Salzwasserseen, d. s. zumeist temporäre oder permanente Endseen.

Es hat sich aber ferner gezeigt, daß Salzseen auch durch Abtrennung eines Meeresteiles entstehen können. Solche „Exklaven" der Meere der Jetztzeit oder längst vergangener Erdperioden können ebenfalls noch salziges Wasser führen oder längst ausgesüßt sein. Wir nennen sie Reliktenseen.

Jedenfalls gibt es kaum einen Salzsee, dessen Wasser in seiner chemischen Zusammensetzung vollkommen dem Meerwasser gleicht. Auch ist der Salzgehalt des Wassers der Salzseen in der Regel viel größeren Schwankungen ausgesetzt als der der Ozeane und kann so steigen, daß überhaupt alles organische Leben in ihm erlischt, wie dies für das Tote Meer in Palästina und den Salt Lake in Utah angegeben wird.

Unter solchen Verhältnissen werden wir im Plankton der Salzseen nur solche Formen erwarten dürfen, die sich diesen oft erheblichen Schwankungen der Lebensbedingungen anzupassen vermögen.

---

1) Süße Endseen sind z. B. der Tsadsee, Balkaschsee, Lago del Peten in Guatemala (Woeikof).

Digitized by Google

Daraus erklärt sich, daß das organische Leben der Salzseen vielfach als vergleichsweise arm bezeichnet wird (Forel), was aber, nebenbei bemerkt, durchaus nicht immer der Fall ist. So schreibt, um nur ein Beispiel herauszugreifen, W. Marshall über die Fauna der Salzseen bei Halle a. S.: „Wenige Züge mit dem Schwebnetz genügten, um dasselbe mit faustgroßen Klumpen eines lebenden rosigen Muses zu füllen", und auch im stark salzigen Tiberiassee fand Barrois den Seespiegel von Plankton reich bevölkert. Immerhin ist bei vielen Salzseen eine Verarmung der Lebewelt, namentlich in qualitativer Hinsicht bei steigendem Salzgehalt nicht zu verkennen, wie dies erst kürzlich von Bujor an der Fauna rumänischer Salzseen und von Florentin auf experimentellem Wege nachgewiesen werden konnte, wenn auch vielleicht die Steigerung des Salzgehaltes hierbei nicht als einzige Ursache zu betrachten ist. Je langsamer die Veränderung in der chemischen Zusammensetzung des Wassers sich vollzieht, um so sicherer und allgemeiner erfolgt die Akklimatisierung.

Im speziellen setzt sich das Plankton der Salzseen aus folgenden Elementen zusammen:

1. Aus reinen Süßwasserplanktonten, die auch in salzigem Wasser zu leben vermögen; viele unter ihnen sind Kosmopoliten und geben schon durch ihre universelle Verbreitung einen Beweis für ihre hochgradige Anpassungsfähigkeit. In nicht wenigen Seen hat das Plankton vollkommen den Charakter eines Süßwasserplanktons. So konnte z. B. von Zacharias in den schon erwähnten salzigen Seen bei Halle a. S. „das Vorhandensein einer unzweifelhaften Süßwasserfauna festgestellt werden". Ebenso zeigt auch die Mikrofauna der Natrongewässer des ungarischen Alföldes „im wesentlichen und im allgemeinen die Charakterzüge der Süßwasserfauna" (Daday).

2. Ein bald größerer, bald kleinerer Bruchteil des Planktons besteht aus eigentlichen Salzseeformen, d. s. solche Planktonten, die bisher wenigstens weder im Süßwasser noch im Meere beobachtet wurden. In den meisten Fällen läßt sich unschwer die Stammform aus dem Süßwasser auffinden, aus der die Salzseeform hervorging. Leider ist unsere Kenntnis des Limnoplanktons noch viel zu mangelhaft, um irgendeine in einem Salzsee gefundene Form mit Bestimmtheit in diese Gruppe einreihen zu können. So wurde z. B. lange Zeit ein Copepode, *Diaptomus salinus*, für eine typische Salzwasserform angesehen; Sars nennt ihn einen an das Salzwasser angepaßten *Diaptomus bacillifer* (letzterer ist allerdings auch keine reine Süßwasserform!). Erst in jüngster Zeit wurde *Diaptomus salinus* von van Douwe auch „in vollkommen süßem Wasser" nachgewiesen.

Digitized by Google

Auch die noch von Florentin zur „faune propre aux mares salees“ gezählten *Cyclops bicuspidatus var. odessanus* und *Laophonte mohammed* sind längst auch im reinen Süßwasser gefunden worden, sind demnach euryhaline Tiere im Sinne Möbius'.

Dessenungeachtet lassen sich ohne Zweifel namentlich bei Infusorien Arten finden, die sich beim Übergang ins Salzwasser verändern. Nach Florentin beziehen sich solche morphologische Veränderungen hauptsächlich auf Körperumfang, Größe, Umbau des Ciliarapparates u. dgl.

Bei der Akklimatisierung handelt es sich um die Herstellung einer Isotonie zwischen äußerem Medium und inneren Körperflüssigkeiten (Hübner).

3. Das Übertreten rein mariner Formen in nicht süße Binnengewässer wird von manchen Autoren angezweifelt.

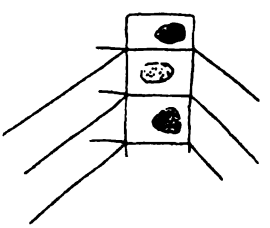


Fig. 216. *Chaetoceras caspius Cl. (= C. subtile Cleve?).* (Nach Lönnberg.)

Florentin sieht sich auf Grund seiner Beobachtungen an den Infusorien der lothringischen Salzsümpfe zu der Annahme gezwungen, daß solche ausschließlich in den Salzseen und in den Meeren lebenden Formen durchaus von Süßwasserformen abstammen, die nur beim Übergang ins salzige Wasser rückläufig die Gestalt mariner Vorfahren annehmen.

Es ist jedenfalls nicht zu leugnen, daß die Organismenwelt vieler salzhaltiger Binnengewässer, wie z. B. die der Siebenbürger Kochsalztümpel „merkwürdige Anklänge an die Meeresfauna darbietet“ (Daday).

Sehr charakteristisch sind die Planktonverhältnisse in den großen, salzigen Binnenseen. Wir wählen als Beispiel den Kaspisee und Aralsee.[1])

Wie aus den Untersuchungen Ostenfelds hervorgeht, muß das Phytoplankton derselben als ein marines (bzw. Brackwasser-)Plankton bezeichnet werden, das dem der Ostsee am meisten ähnelt, dabei aber eine erhebliche Anzahl endemischer Formen aufweist. Wir erwähnen unter den Peridineen *Diplopsalis caspica*, unter den Diatomeen *Cyclotella caspica* und *Coscinodiscus aralensis*, verschiedene Arten von *Chaetoceras* (Fig. 216).

Das Zooplankton stellt eine Mischung von Meer- und Süßwasserelementen dar. Sars beschreibt z. B. neben reinen Süßwasserplank-

1) Vgl. darüber auch S. 35 unten!

Digitized by Google

tonten wie *Polyphemus*, der hier in einer eigenen Art vorkommt (Fig. 217c), mehrere Arten der bisher für ausschließlich marin gehaltenen Cladocerengattung *Evadne* (Fig. 217b). Während sich einerseits im Kaspisee neue, wie es scheint, ihm eigene Arten und

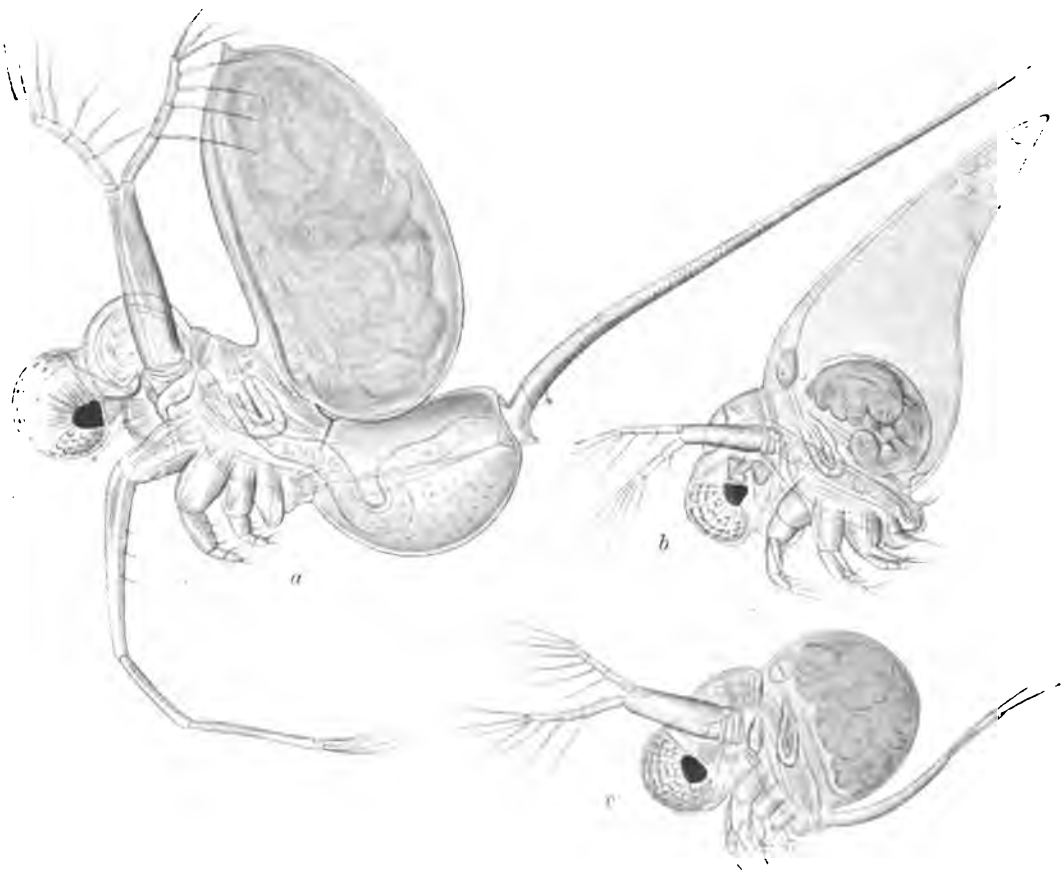


Fig. 217. *Planktoncladoceren aus dem Kaspisee.* (Nach G. O. Sars.)
a Cercopagis robusta Sars; b Evadne producta Sars; c Polyphemus exiguus Sars.

sogar Gattungen ausbildeten, so z. B. das Genus *Cercopagis* (Fig. 217a), das sich wohl von *Bythotrephes* (Fig. 123, S. 207) ableiten läßt, finden wir andererseits in seinem Plankton Formen von unveränderter Gestalt wieder, die uns längst als Mitglieder des Haliplanktons größtenteils nordischer, z. T. salzarmer Meere bekannt sind, so *Limnocalanus grimaldi* u. a.

Digitized by Google

Weiters hat es sich gezeigt, daß das Vorkommen echt mariner Planktonten durchaus nicht auf die Salzseen beschränkt ist; sie finden sich auch in Landseen mit nur noch schwach salzigem und endlich auch in solchen mit vollkommen süßem Wasser. Wir wählen als Beispiel aus der Gruppe der „zeitweiligen Endseen" den Plattensee in Ungarn und den afrikanischen Tanganjikasee. Zum Plankton des ersteren gehört die halophile Gattung *Gonyaulax* (n. Entz), und im Tanganjikasee entdeckte Böhm gar eine kraspedote Meduse, *Limnocnida tanganjicae* (Fig. 218). Sie wurde später auch im Victoria-Nyansa und von Browne im Nigerfluß aufgefunden. Eine weitere Süßwassermeduse, *Limnocodium kawaii* (Fig. 219), wurde von Oka aus dem Jang tse Kiang beschrieben.

Fig. 218. *Limnocnida tanganjicae (Böhm).* (Nach Browne.)

Das Phytoplankton der großen afrikanischen Seen wurde von West genauer untersucht. Darnach beherbergt der Tanganjika 36 Arten von Süßwasseralgen und zwei Peridineen, die sich als bisher noch nicht bekannt herausstellten.

Die Algenflora dieses Sees ist erheblich verschieden von der des Nyassa oder Victoria-Nyansa und läßt auf lange Isolierung schließen. Jene Algen des Tanganjika, welche marine Anklänge zeigen, mögen durch allmähliches Anwachsen des Salzgehaltes während langer, vergangener Zeitperioden entstanden sein. Auch der geringe Prozentsatz der Chlorophyceen und die zahlreichen Diatomeen und Schizophyceen sind Anzeichen, daß das Wasser des Sees einstens salzhaltiger gewesen.

Fig. 219. *Limnocodium kawaii Oka.* (Nach Oka.)

Unter den europäischen Flüssen mag weiters noch kurz auf jene norddeutschen Seen hingewiesen werden, die zur Ostsee abwässern (z. B. der Madüsee in der Provinz Pommern), in denen Vertreter

Digitized by Google

typischer Meeresbewohner z. B. Schizopoden aufgefunden wurden (Samter und Weltner).

Im Plankton des Baikalsees endlich, das sich nach Korotneff hauptsächlich aus Copepoden, kleinen Cladoceren und Rotatorien zusammensetzen soll, sind die interessantesten Komponenten ein angeblich pelagisch lebender Gammaride, *Constantia branicki*, sowie trochophora-ähnliche Wurmlarven, welch letztere im Frühling (April) in großen Massen die oberen Schichten bevölkern (Garbowski-Dybowski), aber jedenfalls nicht die Jugendformen jener interessanten sedentären Polychaeten darstellen, die im Benthos gefunden wurden, sondern einem noch unbekannten Anneliden dieses Sees zugehören dürften (Nusbaum).

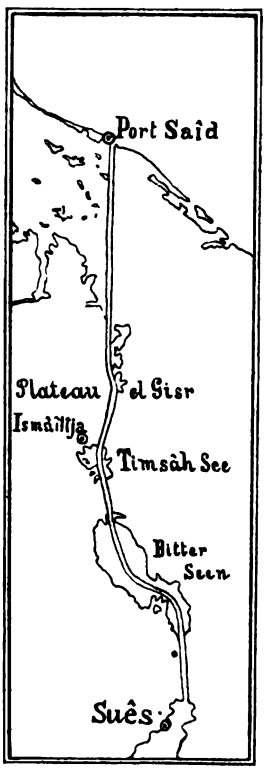


Fig. 220. Kartenskizze des Suez-Kanales.

Diese Beispiele dürften den Beweis liefern, daß das Haliplankton tatsächlich Vertreter in die Binnenseen entsendet, daß diese aber in ihrem Vorkommen meist auf Salzseen beschränkt bleiben. Die Frage, wie marine Planktonten dahin gelangt sind, werden wir nur zum Teil mit der Annahme passiver Wanderung (Wind, Zugvögel) zu beantworten vermögen. Bessere Aufschlüsse wird uns die Geschichte der Entstehung jener Binnenseen geben, auf die wir später noch zurückkommen werden.

An dieser Stelle mögen nur noch kurz die interessanten Veränderungen besprochen werden, die das Plankton erfährt, wenn auf künstlichem Wege, durch Kanalbauten, eine Vermischung von Hali- und Limnoplankton herbeigeführt wird.

Als erstes Beispiel wählen wir das Plankton des Suezkanales (Fig. 220). Die erheblichen Unterschiede in der chemischen Zusammensetzung und Temperatur des Kanalwassers werden nur wenigen Planktonten des Mittelmeeres und des Roten Meeres „freie Fahrt" bewilligen. Schon im Golf von Suez macht sich die Verarmung des Planktons der Hochsee gegenüber bemerkbar. Für die Bitterseen konnte Giesbrecht zwar ungefähr dieselben Planktoncopepoden nachweisen wie bei Suez, doch erschien der Fang noch individuenärmer; für die Armut des Kanalplanktons spricht auch der Umstand, daß in ihm kein Meerleuchten beobachtet wird. Keller hatte diesbezüglich

Digitized by Google

speziell den Timsahsee genauer untersucht, dessen Oberfläche sich tagsüber als äußerst planktonarm erwies; nachts konnte er keine Spur von Leuchtorganismen nachweisen, während Meerleuchten zur gleichen Jahreszeit sowohl im Mittelmeer wie im Roten Meer deutlich zu beobachten war.[1])

Immerhin beweisen die Untersuchungen Giesbrechts, daß eupelagische Copepoden wenigstens einen Teil des Kanales unbeschadet durchschwimmen können.

Weiters wurden schon im Jahre 1886 von Keller im obenerwähnten Timsahsee bei Ismailija als auch im Kanal selbst Medusen beobachtet und zwar neben einer *Rhizostoma* die interessante *Cassiopea andromeda*, die ihre Schwimmfähigkeit eingebüßt zu haben scheint und daher mit der Exumbrella sich auf dem Boden zu verankern pflegt.

Ob und in welchem Ausmaße ein Austausch des Planktons der beiden Meere durch den Suezkanal stattfindet, ist nach den bisherigen Untersuchungen noch nicht zu entscheiden. Wahrscheinlich ist aber, daß die Belebung der Bitterseen mit an ein salzhaltigeres Medium gewöhnten, erythraeischen Einwanderern leichter stattfindet als mit mediterranen Planktonten.

Gegenwärtig befindet sich nach Krukenberg die Demarkationslinie zwischen beiden Faunen am höchst gelegenen Teile des Kanalverlaufes, bei dem Plateau el Gisr.

Über die Planktonverhältnisse des im Juni 1895 eröffneten Kaiser-Wilhelm-Kanales (Fig. 221), der die Ostsee (Holtenauer Schleuse in der Kieler Bucht) mit der Nordsee (Brunsbüttler Schleuse an der Elbe-Mündung) verbindet, liegen einige Angaben von Brandt vor, der im Herbst 1895 bereits ein Vordringen mariner Tiere in den Kanal konstatieren konnte. Bis zum Frühjahr 1895 war, abgesehen von den beiden Enden, in dem ganzen Kanal nur Süßwasser vertreten. Der rasche Zufluß des Seewassers scheint die Süßwasserfauna fast vollständig vernichtet zu haben. Außer zwei Insektenlarven konnten im ganzen Kanal keine Süßwassertiere gefunden werden. Die Süßwasserfische, die in den Seen bis Rendsburg sowie im Andorfer- und Schirnauersee gelebt hatten, wurden von August bis September 1895 an in großen Mengen tot an der Oberfläche treibend angetroffen. Sonder-

1) Cleve konnte allerdings im Plankton der Bitterseen neben einigen Copepodenarten auch zwei Peridineen nachweisen. Von ihnen oder verwandten Formen wird vielleicht das schwache Meerleuchten herrühren, das nach der Angabe der Fischer doch zuweilen nach besonders heißen Sommertagen im Kanal zu beobachten ist.

Digitized by Google

barerweise konnte auch von der *Dreyssensia*, die ja erst um 1825 aus dem Schwarzen Meere ins Süßwasser eingewandert ist, im Flemhuder-See kein lebendes Exemplar mehr gefunden werden; nur leere Schalen waren in großer Menge vorhanden. Auch in den anderen Seen des Kanalgebietes scheint die Süßwasserfauna und -flora vollkommen vernichtet und durch Ansiedlung von Brack- und Seewasserformen ersetzt zu sein.

Von den vorrückenden Haliplanktonten fand Brandt schon im Sommer des Eröffnungsjahres die beiden Quallen der Kieler Bucht, *Aurelia*

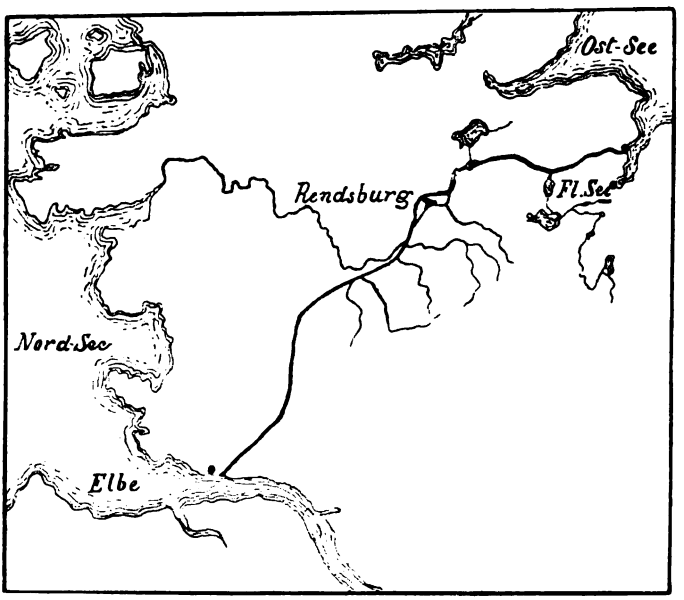


Fig. 221. Kartenskizze des Kaiser-Wilhelm-Kanales. (Nach Brandt.)

und *Cyanea*, im östlichen Kanalteil; sie werden aber vermutlich auch schon im westlichen Teil des Kanales um diese Zeit vorgekommen sein. Dort wurde auch der gemeine Brackwasserschizopode, *Mysis vulgaris*, in Planktonfängen konstatiert. Im übrigen ist das Plankton in allen im Kanal ausgeführten Fängen quantitativ viel ärmer als in der Kieler Bucht. Aus den Abflüssen der Moore und Seen wird mit dem Süßwasser auch eine Menge von Planktonorganismen des süßen Wassers in den Kanal eingeführt. Nach dem Planktonvolumen zu urteilen, scheinen sie zum allergrößten Teile im Kanal alsbald abzusterben. Ebenso werden aber auch im westlichen Teil des Kanales wegen des stark herabgesetzten Salzgehaltes die meisten Plankton-

Digitized by Google

organismen, die aus der Kieler Bucht dorthin geführt sind, zugrunde gehen und im allgemeinen nur solche Arten am Leben bleiben, die auch in der östlichen Ostsee vorkommen. Daß aber auch gleich am Anfang des Kanales sich viel weniger Plankton findet als in der Kieler Bucht, wird weniger am Salzgehalt liegen, sondern vor allem daran, daß die Kanalufer nur eine geringe Entfernung aufweisen (58 m) und außerordentlich dicht mit Planktonzehrern, namentlich Miesmuscheln, besetzt sind, während in der Kieler Bucht der Verbrauch an Planktonorganismen weit geringer ist (Brandt).

Die besten Lokalitäten zum Studium des Hyphalmyroplanktons sind die brackigen Deltas und Ästuarien großer Flüsse und Ströme. Obwohl sich im Mündungstrichter der Gezeitenflüsse das Meerwasser bei Flut wie ein Keil unter das Flußwasser schiebt, mischt sich doch Salz- und Süßwasser, und in den Ästuarien herrscht Brackwasser (Penck). Der Fluß auf der einen, die Flut auf der anderen Seite führen dem Mündungstrichter beständig Sinkstoffe zu, die sich hier absetzen und oft beträchtliche, bei Ebbe trocken liegende Ablagerungen bilden (Watten): sie sind der Friedhof vieler Planktonten, denn zugleich mit den anorganischen Sinkstoffen werden hier auch die Leichen aller jener Planktonten deponiert, die den raschen Übergang aus dem Süßwasser ins Meerwasser nicht zu überstehen vermögen. Daneben zeigen aber auch die oft reichlichen Gehäuse planktonischer Foraminiferen, Radiolarien und Diatomeen, die in diesen Watten eingebettet liegen, daß auch zahlreiche Haliplanktonten der Aussüßung des Wassers nicht zu widerstehen vermochten.

Es wird somit nur ein Bruchteil des Planktons sich dauernd im Brackwasser erhalten können und von diesem abermals nur ein Teil in der Form besonderer Varietäten oder gar Arten in seinem Vorkommen auf das Brackwasser beschränkt erscheinen.

Im allgemeinen scheint es, als ob Seetiere leichter in das Süßwasser vordringen könnten, als Süßwassertiere ins Meer. Die Süßwassertiere können offenbar schwerer das Salzwasser vertragen als die Seetiere das Süßwasser (L. Car). Anders das Phytoplankton. Karsten ist auf Grund von Versuchen zu dem Resultat gelangt, daß „Medien höherer Konzentration im ganzen für Diatomeenzellen geringere Gefahren bieten als solche zu niedriger Konzentration". Denn die Plasmolyse kann lange ertragen werden, und in der Regel wird die Zelle sich mit der Zeit der höheren Konzentration anpassen können. Karsten fand im Januar 1898 zahlreiche, durch die Sventinemündung in die Kieler Föhrde gelangte Süßwasserdiatomeen als Planktonformen, viele davon z. B. *Melosira granulata* fast stets mit stark plasmoly-

Digitized by Google

siertem Plasmakörper, aber völlig lebendig. Auch *Fragilaria crotonensis* (Fig. 10, S. 25), *Diatoma elongatum* sind nach Lemmermann gar nicht selten in schwach salzigen Buchten anzutreffen. Gran zählt (1905) ein Dutzend Süßwasserformen der Gattungen *Melosira, Fragilaria, Synedra, Asterionella, Tabellaria* und *Pleurosigma* auf, die gelegentlich in nordischen Meeren angetroffen wurden, und Lemmermann im folgenden Jahre 26 Süßwasserdiatomeen, die überhaupt bisher im Haliplankton auftraten. Zwei *Chaetoceras*-Arten (*Ch. radians* und *gracile*) werden euryhalin genannt, während wir *Chaetoceras danicum* (Fig. 222c) und *Thalassiosira baltica* (Fig. 222d, e) als typische Brackwasserformen ansehen dürfen. Auffallend ist, daß das Brackwasser an gewissen Flußmündungen (z. B. der Weser nach Brockmann) „überhaupt kein eigenes Diatomeenplankton erzeugt, sondern damit in mehr oder weniger spärlicher Weise von der See aus versorgt wird."

Eine bedeutendere Rolle spielen jedenfalls die Süßwasser-Schizophyceen im Hyphalmyroplankton, die nach Lemmermann 21 Arten ins Brackwasser entsenden. Von der Häufigkeit ihres Vorkommens im schwachsalzigen Wasser mögen die folgenden Zahlen eine Vorstellung geben. Hensen hat nachgewiesen, daß im Stettiner Haff, wenn es „blüht", allein von *Aphanizomenon flos aquae* (Fig. 222b) auf einen qm Oberfläche 1,76 Billionen Zellen kommen. Von der in ruhigen Brackwassergebieten heimischen *Nodularia* (Fig. 222a) zählte Hensen in der Ostsee 8340033, im salzigeren Kattegat bezeichnenderweise nur 1224608 Exemplare pro qm Oberfläche.

Während von den Conjugaten sich kein Mitglied der Familie der Desmidiaceen je aus dem Süßwasser ins Brackwasser hinauszuwagen scheint, sind Vertreter der Zygnemaceen bisweilen nicht selten in schwachsalzigem Wasser anzutreffen. Die im Kieler Hafen spärlich beobachteten *Spirogyra*-Fäden dürften wohl nur zufällig eingeschleppt worden sein.

Im Stettiner Haff aber kamen nach Hensens Berechnungen im September 1887 100000 Fäden auf 1 qm Oberfläche.

Unter den Chlorophyceen zählen wir gegenwärtig gegen 20 Arten im Brackwasser; namentlich Vertreter der Gattungen *Pediastrum* (Fig. 104, S. 195) und *Botryococcus* sind nicht selten anzutreffen. Hensen berechnet für das Stettiner Haff auf 10 cbm Wasser 1,7 Millionen Zellen von *Scenedesmus quadricauda* (Fig. 222f) und 10,5 Millionen von *Pediastrum*.

Auffallend ist, daß von den zahlreichen Flagellaten des Süßwassers nur recht wenige im Brackwasser zu finden sind; nach Lemmermann nur 21 Arten.

Digitized by Google

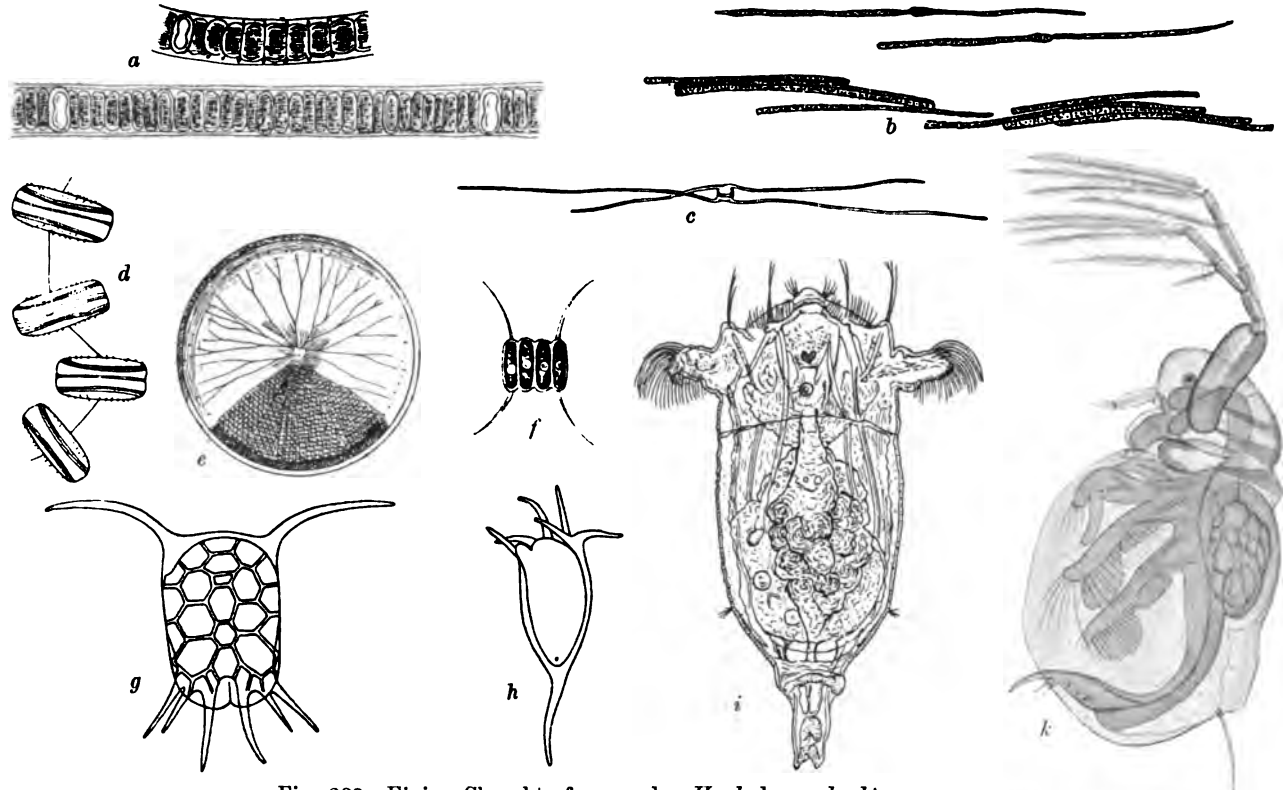


Fig. 222. Einige Charakterformen des *Hyphalmyroplanktons*.

a Nodularia spumigena Mertens (nach Bornet und Thuret aus Wille); *b Aphanizomenon flos aquae (L.) Ralfs* (nach Kützing aus Wille); *c Chaetoceras danicum Cleve (= boreale Schütt)* (nach Schütt); *d Thalassiosira baltica (Grun.)*, Kette in Gürtelansicht (nach Ostenfeld und Grunow aus Gran); *e* dasselbe, Schale in Schalenansicht (ebendaher); *f Scenedesmus quadricauda (Turp.) Bréb.* (nach Lemmermann); *g Anuraea aculeata Ehrbg. var. platei Jägersk.* (nach Jägerskiöld); *h Anuraea cochlearis Gosse var. recurvispina Jägersk.* (nach Jägerskiöld); *i Synchaeta baltica Ehrbg.* (nach Lauterborn); *k Moina minuta Hansen* (nach H. J. Hansen).

Digitized by Google

Charakteristisch für das Hyphalmyroplankton ist demnach das Vortreten gewisser Schizophyceen, das Zurücktreten der Flagellaten. Durch das Vorhandensein halophiler Algen nähert es sich dem Haliplankton, unterscheidet sich aber davon durch die geringe Entwicklung der Peridineen (Lemmermann).

Unter den Protozoen scheinen die Infusorien die wichtigste Rolle im Hyphalmyroplankton zu spielen. Einige *Tintinnopsis*-Arten werden geradezu als Brackwasserformen bezeichnet.

Daß einige Medusen auch stark ausgesüßtes Wasser vertragen, wurde schon früher erwähnt. Die *Aurelia aurita* des Brackwassers ist meist klein (östliche Ostsee). *Cyanea capillata* kommt in der Ostsee noch an der ganzen ostpreußischen Küste vor und scheint nach Braun erst vor dem Finnischen Meerbusen halt zu machen, während die schon früher erwähnte *Crambessa tagi* weit im Tajo aufzusteigen pflegt. Römer und Schaudinn fanden in dem Reliktensee Mogilnoje auf der Insel Kildin an der Murmanküste „in den obersten ganz ausgesüßten Wasserschichten massenhaft Medusen *(Cyanea* und Hydromedusen [Tiariden])."

Aus der großen Gruppe der Würmer scheinen lediglich die Rotatorien häufiger im Brackwasser aufzutreten. Neben solchen, die sowohl im süßen als im salzigen Wasser zu leben vermögen, gibt es auch einige echte Brackwasserformen. Einige der ersteren haben im Meere charakteristische Varietäten ausgebildet, so *Anuraea aculeata var. platei* (Fig. 222g), *Anuraea cochlearis var. recurvispina* (Fig. 222h). Im Brackwasser der Ostsee, vorzüglich in ihren am meisten ausgesüßten östlichen Teilen leben u. a. die reinen Süßwasserformen *Floscularia pelagica, Conochilus volvox, Asplanchna girodi, Polyarthra platyptera, Triarthra longiseta var. limnetica, Brachionus pala,* die typische *Anuraea cochlearis. Notholca longispina* (Fig. 121, S. 206) lebt nach Lauterborn im Innern der Buchten des Finnischen und Bottnischen Busens nur da, wo das Brackwasser von Süßwasser verdrängt ist. *Notholca labis* nennt Lie-Pettersen eine der charakteristischesten Brackwasserrädertiere des norwegischen Fjordwassers. Als typische Brackwasserarten dürfen u. a. angesehen werden *Synchaeta baltica* (Fig. 222i) der Ostsee, *S. litoralis* der Nordsee.

Eigenartig ist auch die Krebsfauna des Brackwasserplanktons zusammengesetzt. Unter den Cladoceren finden sich neben ausgesprochenen Süßwasserformen (*Diaphanosoma brachyurum* [Fig. 213h, S. 407], *Hyalodaphnia* [Fig. 161, S. 242 und Fig. 166, S. 247], *Leptodora* [Fig. 79, S. 164] u. a.) die marinen *Podon*- und *Evadne*-Arten, von denen *Podon polyphemoides* in Schweden sogar ins Süßwasser geht. Aus-

Digitized by Google

schließlich im Asovschen Meere lebt *Corniger maeoticus*, an der Mündung des Tocantin (Amazonas) wurden *Diaphanosoma fluviatile* und *Moina minuta* (Fig. 222k) gefunden, also wohl echte Brackwasserformen (Hansen).

Das Verbreitungszentrum der stenohalinen *Bosmina maritima* in der Ostsee konnte Hensen statistisch nachweisen; sie kommt in der westlichen Ostsee 900mal seltener vor als im östlichen, salzärmeren Teil, wo sie an Volksstärke den Copepoden gleichkommt. Unter den letzteren ist nach den Untersuchungen von Kuhlgatz an der Schwentinemündung *Eurythemora affinis* die einzige Brackwasserart. Sie geht nach Timm in der Elbe noch über Hamburg hinauf, also in reines Süßwasser, andererseits aber auch in das Salzwasser des Wattenmeeres und wurde schon von Lilljeborg an den Küsten der östlichen Ostsee aufgefunden, von Gurney in den Ästuarien Norfolks. Eine typische Brackwasserform ist wohl auch *Popella guernei*, die außer im Kaspisee noch im Kanal du Midi, im Wolgadelta und an der dalmatinischen Küste der Adria im Brackwasser gefischt wurde. Weitere an das Brackwasser angepaßte Arten liefert noch das Genus *Pseudodiaptomus (P. pelagicus* von der Mündung des Mississippi, *P. richardi, acutus* usw. vom Amazonas, *hessei* vom Congo u. v. a.), sowie *Diaptomus (henseni* vom Amazonas) u. v. a.

Eingehende Untersuchungen über die Kieler Copepoden führten Oberg zu dem Resultate, daß wir unter den Planktoncopepoden der Ostsee zu unterscheiden haben:

1. seltene Gäste aus dem Ozean, wie z. B. *Calanus finmarchicus, Acartia discaudata,*

2. häufig aus dem Brackwasser importierte, aber in der Kieler Bucht nicht entwicklungsfähige, wie *Eurytemora hirundo,*

3. häufig aus der Nordsee importierte, aber in der Ostsee in der Entwicklung und Fortpflanzungstätigkeit geschwächte Copepoden, wie z. B. *Paracalanus parvus,*

4. indigene Formen; so *Pseudocalanus elongatus, Temora longicornis* usw.

Unter den Planktondecapoden erwähnt Ortmann die Sergestidengattung *Acetes* aus dem Mündungsgebiet des Amazonas und des Ganges, und von der Tocantinsmündung die Larven von *Anomalocaris macrotelsoni* und Pinnotheridenlarven, ferner die Mysidenform *Chlamydopleon aculeatum* und vielleicht auch *Ogyris occidentalis.*

Unter den Amphipoden ist nach Vosseler *Hyperia sibaginis* die einzige Hyperiide, welche die enorme Versüßung des Meerwassers auf 11,4% Salzgehalt an der Tocantinsmündung aushält.

Digitized by Google

Wohl die überwiegende Mehrzahl der im Brackwasser lebenden Haliplanktonten gehört den Küstenformen an, die schon wegen ihres Wohngebietes mehrminder große Schwankungen des Salzgehaltes ertragen müssen. Daß aber auch manche scheinbar ausschließlich auf das Leben in der Hochsee angewiesene Planktonten im Brackwasser gut zu gedeihen vermögen, geht aus den Mitteilungen Lohmanns über die Verbreitung der Appendicularien hervor. Darnach sind bisher im Brackwasser, d. i. im Wasser mit weniger als 30% Salzgehalt, 5 Arten gefunden worden, doch von ihnen gedeiht nur eine, *Oicopleura dioica*, wirklich in demselben und entwickelt gerade hier eine große Volkszahl. Dennoch kann aber auch sie nicht als reine Brackwasserform betrachtet werden, da sie auch bei hohem Salzgehalt bisweilen ebenso zahlreich vorkommt. Nach Levander geht überdies auch *Fritillaria borealis* in der Ostsee bis in den Finnischen Meerbusen.

Verschiedenartig und von Ort zu Ort wechselnd wie das Hyphalmyroplankton selbst sind auch Ausbreitung und physikalische Verhältnisse der Brackwasserregion. In kleiner Ausdehnung finden wir sie in der Adria an der Ausmündung der Karstflüsse; an der englischen Küste sind viele Küstenflüsse nichts anderes als Überreste einstiger weit ins Innere einschneidender Ästuarien, und Ebbe und Flut sind weit landeinwärts bemerkbar. Besonders kompliziert werden die physikalischen Verhältnisse an den Mündungstrichtern der großen Ströme, so im Amazonas. Infolge der vordringenden Flut machen sich in dem Hauptfluß der dem Amazonas vorgelagerten Insel Marajó, in dem Rio Arancá grande, bis weit stromaufwärts Stauungen des Amazonassüßwassers geltend, und wir haben es hier darum trotz Ebbe und Flut nur mit Süßwasserorganismen zu tun (Stingelin).

Große Meeresabschnitte wie die Ostsee können mehrminder brackisch sein, und wir haben schon früher (s. S. 34) gesehen, daß dann von Zeit zu Zeit aus Skagerrak und Kattegat Nordseewasser und damit reines Haliplankton eindringt. Der im allgemeinen in der Ostsee von Westen nach Osten abnehmende Salzgehalt bedingt wohl auch — im Zusammenhang mit anderen Ursachen — die von Hensen statistisch nachgewiesene Planktonarmut der östlichen Ostsee, und es wird uns verständlich, warum das Plankton der Ostsee im Westen noch am meisten „marin“ erscheint, im Bottnischen und Finnischen Meerbusen aber so reichlich mit Süßwasserformen vermischt ist. Aurivillius stellte fest, daß von den Salzwasserformen 62% auf das Gebiet westlich der Linie NO. Falster-Darsserort beschränkt sind.

Es wird sich weiterhin die Möglichkeit ergeben, das Hyphalmyroplankton je nach seiner Zusammensetzung und in seiner Ab-

Digitized by Google

hängigkeit von dem seewärts steigenden Salzgehalt in einzelne Regionen abzuteilen und in jeder derselben nach charakteristischen „Leitformen" zu suchen. In dem Mündungsgebiet der Elbe vermochte Dahl seinerzeit nur eine Brackwasserregion festzustellen, für die *Eurytemora affinis* charakteristisch ist; das gilt von der Mündung aufwärts bis Hamburg-Altona; von da weiter stromaufwärts ist das Elbeplankton nach Volk und Timm hauptsächlich ein Cladocerenplankton *(Bosmina longirostris-cornuta)*.

Bezüglich der Schwentinemündung vermutet Kuhlgatz, daß sich hier, wenn auch nicht in qualitativer, so doch in quantitativer Hin-

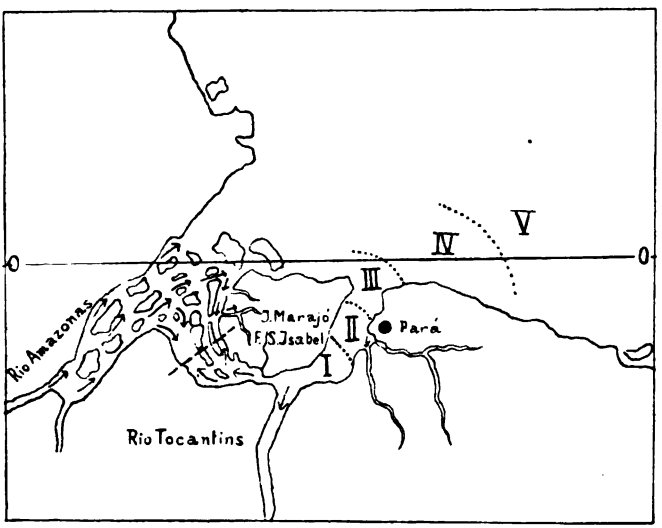


Fig. 223.
Zonen des Hyphalmyroplanktons an der Mündung des Amazonas (Tocantins). (Nach Kartenskizzen von Dahl und Stingelin.)

sicht eine Abhängigkeit des Planktons vom Salzgehalt ergeben dürfte, indem die einzelnen Formen auf Verschiedenheiten des Salzgehaltes nicht mit vollständigem Verschwinden flußaufwärts, sondern Ab- oder Zunahme der Zahl und schwächerer oder stärkerer Produktionsfähigkeit reagieren.

An der Mündung des Tocantins konnte Dahl folgende Zonen feststellen (Fig. 223):

1. Eine reine Süßwasserzone, charakterisiert durch *Diaptomus henseni*; neben ihm tritt bereits, wenn auch weniger häufig, *Pseudodiaptomus gracilis* auf, der nach Stingelin bei Flut auch in den Furo Sant Isabel auf der Insel Marajó vordringt.

Digitized by Google

2. Eine obere salzarme Zone mit der Leitform *Pseudodiaptomus richardi.*

3. Eine mittlere mit mäßigem Salzgehalt, mit *Pseudodiaptomus crassirostris.*

4. Eine untere mit vollkommen ozeanischem Salzgehalt; sie liegt wohl schon außerhalb des eigentlichen Mündungsgebietes, ist aber durch flaches Wasser ausgezeichnet, für dessen Planktonfauna *Eucalanus vadicola* charakteristisch ist. Reine Hochseeformen fehlen hier noch fast vollständig. Diese treten erst in der

5. rein ozeanischen Zone auf, für die Dahl den weitverbreiteten *Clausocalanus furcatus* als Leitform angibt.

Literatur.

1. Aurivillius, K. W. S. (und Cleve, P. T.). Das Plankton des Baltischen Meeres. Bihang till K. Svenska Vet. Akad. Handlingar. Bd. 21. IV. 8. 1896.
2. Barrois, Th. Contribution à l'étude de quelques lacs de Syrie. Revue biol. du Nord de la France. Bd. 7. No. 6. 1894.
3. Brandt, C. Das Vordringen mariner Tiere in den K.-Wilhelm Kanal. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 9. 1897.
4. Braun, M. Phys. u. biol. Unters. im westl. Teil des finnischen Meerbusens. Arch. f. d. Naturk. Liv.-Est.-Kurlandes. Ser. II. Bd. 10.
5. Brockmann, Chr. Ü. d. Verhalten d. Planktondiatomeen d. Meeres bei Herabsetzung d. Konzentration d. Meerwassers u. über d. Vorkommen von Nordseediatomeen im Brackwasser d. Wesermündg. Wiss. Meeresuntersuchung. N. F. Bd. 8. Helgld. H. 1. 1906.
6. Browne, E. T. On the freshwater medusa Limnocnida tanganicae and its occurrence in the River Niger. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 7. Bd. 17. Nr. 99. 1906.
7. Bujor, P. Contribution à la faune des lacs salés de Roumanie. Ann. scientif. Univ. Jassy. Bd. 1. 1900.
8. Car, L. Resultate einer naturw. Studienreise. Societas hist. natural. Croatica. Agram. 1900.
9. Car, L. Planktonproben aus dem adriat. Meere. Zool. Anz. Bd. 25. 1902.
10. Cleve, P. T. (s. p. 161 Nr. 19).
11. Daday, E. v. B. z. K. d. Mikrofauna d. Natronwässer des Alföldes. Math. naturw. Berichte aus Ungarn. Bd. 11. 1894.
12. Dahl, Fr. Die Copepodenfauna d. unteren Amazonas. Ber. Naturf. Gesellschaft Freibg. i. B. Bd. 8. 1894.
13. Douwe, C. van. Copepoden von Transkaukasien, Transkaspien u. Turkestan. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 22. 1905.
14. Dybowsky, K. Einige Bemerkungen über neue Tierformen der baikalischen Fauna. Kosmos. Bd. 25. 1900. (Ref. Zool. Cbl. Bd. 8. 1901.)
15. Entz, G. jun. Die biologischen Resultate der Balatonforschung. Int. Revue d. ges. Hydrobiol. B. 1. 1908.
16. Florentin, R. Etudes sur la faune des mares salées de Lorraine. Ann. sc. nat. Zool. , S. 8. Bd. 10. 1899.
17. Florentin, R. Description de deux infusoires ciliés nouveaux des mares salées de Lorraine. Ann. sc. nat. Zool. S. 8. Bd. 12. 1901.

Digitized by Google

18. Forel, A. (s. p. 418 Nr. 7).
19. Giesbrecht, W. (s. p. 97 Nr. 17).
20. Gurney, R. The fresh-and brackish water crustacea of east Norfolk . . . Trans. of. the Norfolk a. Norwich Nat. soc. Bd. 7. 1904.
21 Hansen, H. J. Die Cladoceren und Cirripedien. Erg. Plankt.-Exp. B. 2. G. d. 1899.
22. Hensen, V. Expedition in die östliche Ostsee. 6. Ber. Komm. wiss. Erf. deutsch. Meere, 1887—1898.
23. Hensen, V. (s. p. 47 Nr. 18).
24. Höber, R. Ü. d. Bedeutung d. Theorie der Lösungen für Physiologie u. Medizin. Biol. Cbl. Bd. 19. 1899.
25. Karsten, G. Diatomaceen der Kieler Bucht. Wissenschaftl. Meeresunters. N. F. Bd. 3.
26. Keller, C. Die Wanderung der marinen Tierwelt im Suezkanal. Zool. Anz. Bd. 11. 1888.
27. Korotneff, A. Faunistische Studien am Baikalsee. Biol. Cbl. Bd. 21. 1901.
28. Krukenberg, C. F. W. Vergl. physiol. Studien. 2. R. 5. Abt. 1. Hälfte. Heidelberg 1888.
29. Kuhlgatz, Th. Unters. ü. d. Fauna d. Schwentinemündung. Wiss. Meeresunters. N. F. Bd. 3. Kiel 1898.
30. Lauterborn, R. Rotatorien in: Nord. Plankton. 3. Lfg. 16. 1905.
31. Lemmermann, E. Beitr. z. K. d. Planktonalgen (VI. D. Phytopl. brack. Gewässer). Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 18. 1900.
32. Lemmermann, E. Üb. d. Vorkommen von Süßwasserformen im Phytoplankton des Meeres. Arch. Hydrobiol. Bd. 1. 1906.
33. Levander, K. M. Übersicht der in der Umgebg. von Esbo-Löfö im Meerwasser vorkommenden Tiere. Acta soc. fauna flora fennica. Bd. 20. 1901.
34. Lie-Pettersen, O. J. B. z. K. d. marinen Rädertierfauna Norwegens. Bergens Museum Aarbog. 1905.
35. Lönnberg, E. Contributions to the biology of the Caspian Sea. Öfversigt af Kgl. Vetenskaps-Akad. Förh. 1900.
36. Lohmann, H. (s. p. 227 Nr. 39).
37. Marshall, W. Über einige Lebenserscheinungen des Süßwasserpolypen u. ü. e. neue Form von Hydra viridis. Z. f. wiss. Zool. Bd. 37. 1882.
38. Nusbaum, J. Dybowscella baicalensis nov. gen. nov. spec. Biol. Cbl. Bd. 21. 1901.
39. Oberg, M. (s. p. 172 Nr. 24).
40. Oka, A. Eine neue Süßwassermeduse aus China. Annot. zool. japon. Bd. 6. P. 3. 1907.
41. Ortmann, A. E. Decapoden und Schizopoden. Erg d. Plankton-Exped. Bd. 2. G. b. 1893.
42. Ortmann, A. E. und Gerstaecker, A. Crustaceen (Malakostraken) in Bronns Klassen und Ordgn. d. Tierreichs. Bd. 5. Abt. 2. 1901.
43. Ostenfeld, C. H. The phytoplankton of Aral Sea. Wiss. Erg. d. Arals. Exp. Lieferung 8. Petersburg 1908.
44. Penck, A. (s. p. 17 Nr. 16).
45. Potts, E. On the medusae of Microhydra ryderi and on the known forms of medusae inhabiting fresh water. Quart. Journ. Micr. Sc. N. S. 200. Bd. 50. P. 4. 1906.

Digitized by Google

46. Samter, M. Die geogr. Verbreitung von Mysis relicta. Abh. Kgl. Akad. Wiss. Berlin 1905.
47. Samter, M. und Weltner, W. (s. p. 403 Nr. 19).
48. Sars, G. O. Pelagic entomostraca of the Caspian Sea. Annuaire Mus. zool. Acad. Imp. Sc. St. Petersbourg 1897.
49. Sars, G. O. On the crustacean fauna of centralasia. Annuaire Mus. zool. Acad. Imp. Sc. St. Petersbourg. Bd. 8. 1903.
50. Schaudinn, Fr. und Römer, Fr. (s. p. 121 Nr. 41).
51. Stingelin, Th. Entomostraken, ges. v. Dr. G. Hagmann im Mündungsgebiet des Amazonas. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 20. 1904.
52. Timm, R. (s. p. 98 Nr. 37).
53. Vosseler, J. (s. p. 383 Nr. 69).
54. West, G. S. Fresh-water algae of the great african Lakes. Journ. Linn. Soc. Bd. 38. 1907.
55. Woeikof, A. Questions de limnologie physique. Arch. des sc. phys. et nat. Bd. 21. 1906.
56. Zacharias, O. Zur Kenntnis des süßen und salzigen Sees bei Halle a. S. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46. 1888.

4. Der Einfluß der Küste auf das Haliplankton.

A. Ozeanisches und neritisches Plankton.

In morphologischer und vor allem in biologischer Hinsicht ungleich schärfer als im Süßwasser läßt sich im Meere das Plankton des freien Wassers von jenem der Küstenregion sondern.

Die verschieden große direkte oder nur indirekte Abhängigkeit vom festen Lande ist unter den mannigfaltigen Eigenschaften der Planktonten diejenige, die am tiefsten in ihre Lebensgeschichte eingreift und darum, wie Gran mit Recht betont, die schärfste Unterscheidung ermöglicht.

Während zahlreiche Organismen ihr ganzes Leben im Meere schwebend zubringen und ihren vollständigen Entwicklungsgang in demselben durchlaufen, ist das bei anderen nicht der Fall; vielmehr bringen diese einen Teil ihres Lebens im Benthos zu, entweder vagil oder sessil. Die erste Gruppe nennen wir mit Haeckel holoplanktonisch, die zweite meroplanktonisch.

Zu den holoplanktonischen Organismen, welche gar keine direkte Beziehung zum Benthos haben, gehören ein großer Teil der Diatomeen, Peridineen, ferner Radiolarien (mit einer einzigen Ausnahme[1]), viele Foraminiferen, die hypogenetischen Medusen (ohne Generationswechsel), alle Siphonophoren und Ctenophoren, Chaetognathen und Pteropoden, ferner Copelaten, Salpen und Pyrosomen.

1) Die von der Deutschen Südpolar-Expedition aufgefundene Radiolarie *Podactinelius sessilis* ist eine gestielte, festsitzende Acanthometride (*O. Schröder*).

Digitized by Google

Die meroplanktonischen Organismen hingegen, welche nur einen Teil ihres Lebens im Meere schwebend sich finden, die übrige Zeit vagil oder sessil im Benthos zubringen, sind vorzüglich vertreten durch die Hauptmasse der Schizophyceen, einen Teil der Diatomeen, die metagenetischen Medusen (Craspedoten mit Hydroid-Ammen, Acraspeden mit Scyphistoma-Ammen), einige Turbellarien und Anneliden; meroplanktonisch sind weiters die „pelagischen Larven" der Hydroiden und Korallen, vieler Würmer, Kruster und Echinodermen, Mollusken und Ascidien.

Aus den holoplanktonischen Organismen setzt sich das ozeanische oder Hochseeplankton zusammen; es umfaßt, wie Hensen sich ausdrückt, diejenigen Formen, deren Mutterboden die Hochsee ist.

Die Hauptmasse der meroplanktonischen Organismen werden wir dem neritischen oder Küstenplankton zuzählen können. Den Küstenformen ist die Hochsee ein stets geöffnetes Grab, in das allzeit ein beträchtlicher Prozentsatz willenlos hinausgetragen wird, während umgekehrt den zarten Gebilden der Hochsee die Küsten zum Verderben gereichen, denen sie von Wind und Strömungen zugetrieben werden. Das gilt besonders von den mit Lagunen versehenen Koralleninseln. Wir finden da mitten in den Ozean, die Heimat der planktonischen Lebewelt, hingestellt kleine Inseln, die nach allen Seiten fast senkrecht in große Tiefen abstürzen und im Innern Lagunen beherbergen, die vom Meere getrennt sind, doch durch Kanäle mit demselben kommunizieren und von ihm periodisch überflutet werden.

Es sind dies, schreibt Th. Fuchs, wahre Fallen für pelagische Tiere, die man selbst künstlich praktischer nicht herstellen könnte. Tatsächlich sind ja die „vali" der adriatischen Flachküste nach einem ähnlichen Prinzip gebaut und die norwegischen „Pollen" sind gewissermaßen ein Gegenstück dazu. Woodworth machte mit Krämers Netz auf den Atollen der Südsee Planktonfänge, und Agassiz konnte sich von dem Übermaß organischen Lebens in den Lagunen im Vergleich zu den Fängen außerhalb derselben überzeugen.

Gardiner erwähnt in seiner Beschreibung von Funafutti, daß in der Lagune dieser Insel in großer Menge Pteropoden und andere Planktontiere zu finden sind, welche des Nachts an die Oberfläche kommen und über Tag in dem tiefsten Teil der Lagune an den Boden angepreßt leben. Er berichtet weiter von den Malediven, daß er auf einer der Inseln anfangs November eines Morgens das Wasser der Lagune dermaßen von Pteropoden erfüllt gefunden habe, daß es ganz dick erschien.

In der Regel wird es bei einiger Übung nicht schwer fallen, aus

Digitized by Google

der Art der Zusammensetzung des Planktons anzugeben, ob wir es mit Hochseeplankton zu tun haben oder ob und in welchem Grade es von neritischen Formen durchsetzt ist. Das Küstenplankton selbst kann wieder je nach den örtlichen Verhältnissen recht verschieden zusammengesetzt sein und sich so in gewissem Sinne an den einzelnen Küstenpunkten durch ein spezifisches, lokales Kolorit auszeichnen. Je flacher die Küste, je reichhaltiger die benthonische Lebewelt, desto ausgeprägter wird der neritische Charakter des Planktons sein, während im Plankton, das an wenig belebten Steilküsten gefischt wird, die rein ozeanischen Formen viel mehr in den Vordergrund treten. So hat z. B. nach meinen Beobachtungen in der Adria das Plankton des Triester Golfes einen weit ausgeprägteren neritischen Charakter als das von Rovigno, in dem rein ozeanische Formen zahlreicher vorkommen. Später beobachtete dann Gough im englischen Kanal, daß hier das Plankton in der ganzen Breite des Kanales um so mehr neritisch wird, je weiter wir von Westen nach Osten vorschreiten; dabei sind die ersten neritischen Organismen, die gewöhnlich auftreten, Diatomeen, die letzten Hochseeformen aber, die sich noch im Küstenwasser vorfinden, Copepoden, Amphipoden und Peridineen.

Daß einige holoplanktonische Organismen in auffallender Weise die Küstenwässer bevorzugen, wurde schon früher erwähnt und dabei *Oicopleura dioica* als Beispiel angeführt. Während diese Form eine ausgesprochene Vorliebe für das Küstenwasser zu haben scheint, dürfte einer anderen Art, *Oicopleura longicauda*, nur eine erhebliche Widerstandskraft die Möglichkeit bieten, sich bisweilen in größerer Volkszahl in Landnähe zu wagen, z. B. auf die Küstenbänke des Amazonas. Unter den Salpen wurde, wie Apstein bemerkt, während der Plankton-Expedition nur *Salpa henseni* (Fig. 153, S. 222) in Küstennähe gefunden.

Es hat nicht an Versuchen gefehlt, das Gebiet des neritischen Planktons schärfer von dem der Hochsee abzugrenzen. Die Gelehrten des „Challenger“ gaben als Grenze 100 Seemeilen von der Küste an, während der Gazelle-Expedition wurde die Grenze mit 300 Seemeilen festgelegt; freilich waren in beiden Fällen für die Abgrenzung des Küsteneinflusses lediglich die Makroplanktonten, die man beobachtet hatte, maßgebend.

Die Bearbeiter des Planktons der National-Expedition geben vielfach an, daß die Küstenformen in der Hauptsache die Tiefenlinie von 200 m nicht überschreiten, so Lohmann. Haecker sieht sich veranlaßt, bezüglich der Wurmlarven außer den echten Küstenformen und Hochseeformen als dritte Gruppe noch die Driftformen aufzustellen,

Digitized by Google

wohin er alle jene Küstenformen stellt, „welche durch Driften in die Hochsee verschlagen worden sind". Auf Grund der Zählungen kleinerer Planktonten, namentlich der Diatomeen, kommt endlich Hensen selbst zu dem Resultate, daß eine Grenze der Küsteneinwirkung im Atlantik wenigstens überhaupt nicht zu finden sei, denn, wenn der Einfluß der einen Küste vorüber ist, nähert man sich im Ozean auch schon der gegenüberliegenden Küste. Die überhebungsvolle Bezeichnung des Atlantik „großer Teich" wäre damit gewissermaßen von der Naturwissenschaft sanktioniert.

Zu besonders reicher Entfaltung kommt die neritische Diatomeenflora in der Arktis. Nach Gran sind von den 81 Arten des nördlichen Polarmeeres 59 neritisch. Diese Küstendiatomeen können besonders im Frühjahr und Sommer zur Zeit der Eisschmelze, wenn das spezifisch leichtere Oberflächenwasser weit über das offene Meer ausfließt, in größeren Mengen mitgeführt werden. Solche Diatomeen gehen indessen, wie Gran weiter berichtet, in ziemlich kurzer Zeit zugrunde; sehr oft sind sie schon längere Zeit vorher degeneriert, die Zellwände dünn und schwach verkieselt, die Zellen klein, aber oft abnorm verlängert wegen fehlender Auxosporenbildung. Während Ostenfeld die so degenerierten *Chaetoceras*formen, die regelmäßig im Mai und Juni zwischen Island- und Südgrönland vorkommen, als vom normalen Typus infolge Anpassung an das Leben im offenen Ozean ausdifferenzierte Küstenformen ansieht, die im Begriffe sind, ihren neritischen Charakter zu verlieren und somit imstande sind, ihre Existenz auf der Hochsee zu retten, glaubt Gran, daß die neritischen Diatomeen nur in den seichten Küstenmeeren dauernd zu bestehen vermögen und die auf die Hochsee hinausgetriebenen sich alljährlich durch Zuzug von der Küste erneuern müssen.

Das schließt aber die Möglichkeit nicht aus, daß neritische Arten, die oft so weit auf die Hochsee hinausgetrieben werden, auf ihren Wanderungen irgendwo hinkommen, wo sie sich wieder ansiedeln können, nämlich dann, wenn ihre Dauersporen im seichten Wasser einen Ruheplatz finden können.

Als zweites Beispiel einer Küstenform, die weit auf der Hochsee vorkommen kann, führe ich aus dem Zooplankton die Cladoceren an. Schon wegen der Bildung von Dauereiern sind die marinen Cladoceren, *Evadne* sowohl wie *Podon*, als echte Küstenbewohner seit langem bekannt. Der Umstand nun, daß Hensen seinerzeit auch im Ozean (westlich von Schottland) ansehnliche Mengen von *Evadne* fand, brachte ihn auf den Gedanken, „es sei an eine billionenweise Verirrung unter die Hochseetiere doch nicht zu denken, sondern es muß an-

Digitized by Google

genommen werden, daß auch noch der Ozean als Wohnsitz dieser Cladoceren sich erweise". Am auffallendsten ist diesbezüglich wohl die Verbreitung der *Evadne spinifera* (Fig. 224 u. Fig. 251) im Nordatlantik, die während der Plankton-Expedition auf dem Wege von den Bermudas zu den Capverden, also quer durch den Ozean in größter Menge gefischt wurde. (Hansen).

Trotzdem müssen wir auf Grund der neueren Untersuchungen annehmen, daß alle diese Billionen von Cladoceren doch als verirrte Küstenformen „zum Tode verurteilt" sind, wenn sie nicht zu irgendeiner Küste zurückfinden können, und das wird wohl nur einer geringen Anzahl möglich sein. (Gran.)

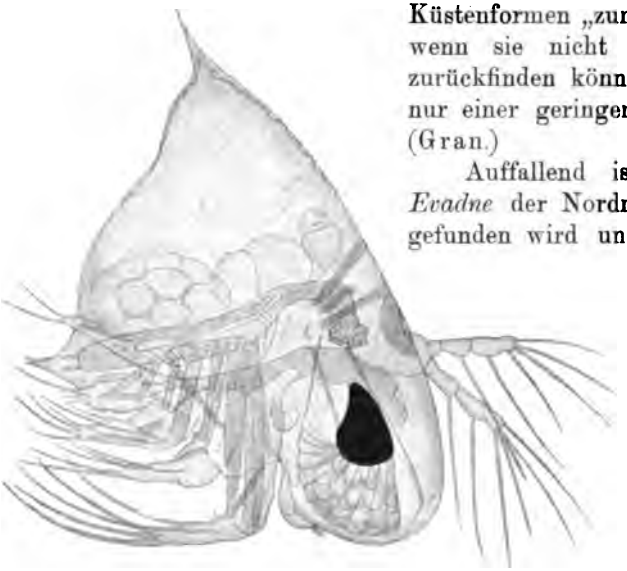


Fig. 224. *Evadne spinifera P. E. Müller.* (Nach Claus.)

Auffallend ist jedenfalls, daß die *Evadne* der Nordmeere im Winter nicht gefunden wird und im Sommer nur an den Küsten oder an solchen Lokalitäten, wohin sie von den Küsten mit Strömungen hinausgetrieben werden konnte. Dadurch werden solche Küstenformen mitunter zu vorzüglichen Leitformen: wenn sie im offenen Meere gefunden werden, kann man mit Sicherheit sagen, daß das Oberflächenwasser in demselben Frühling oder Sommer mit einer Küste in Berührung gewesen sein muß. Schwieriger ist es natürlich, zu entscheiden, von welcher Küste sie gekommen.

B. Die Sargassosee.

In wie hohem Grade das Leben der Hochsee von neritischen Organismen beeinflußt werden kann, zeigen am deutlichsten die im Zentrum der großen Stromzirkel, in den Halostasen, sich ansammelnden Algenmassen (*Sargassum*, oder in hohen südlichen Breiten *Macrocystis pyrifera*).

Biologisch am gründlichsten erforscht ist die Sargassosee des Nordatlantik. Krümmel, dessen ansprechender Schilderung der Sargassosee wir im wesentlichen folgen wollen, hält den alten Theophrast

Digitized by Google

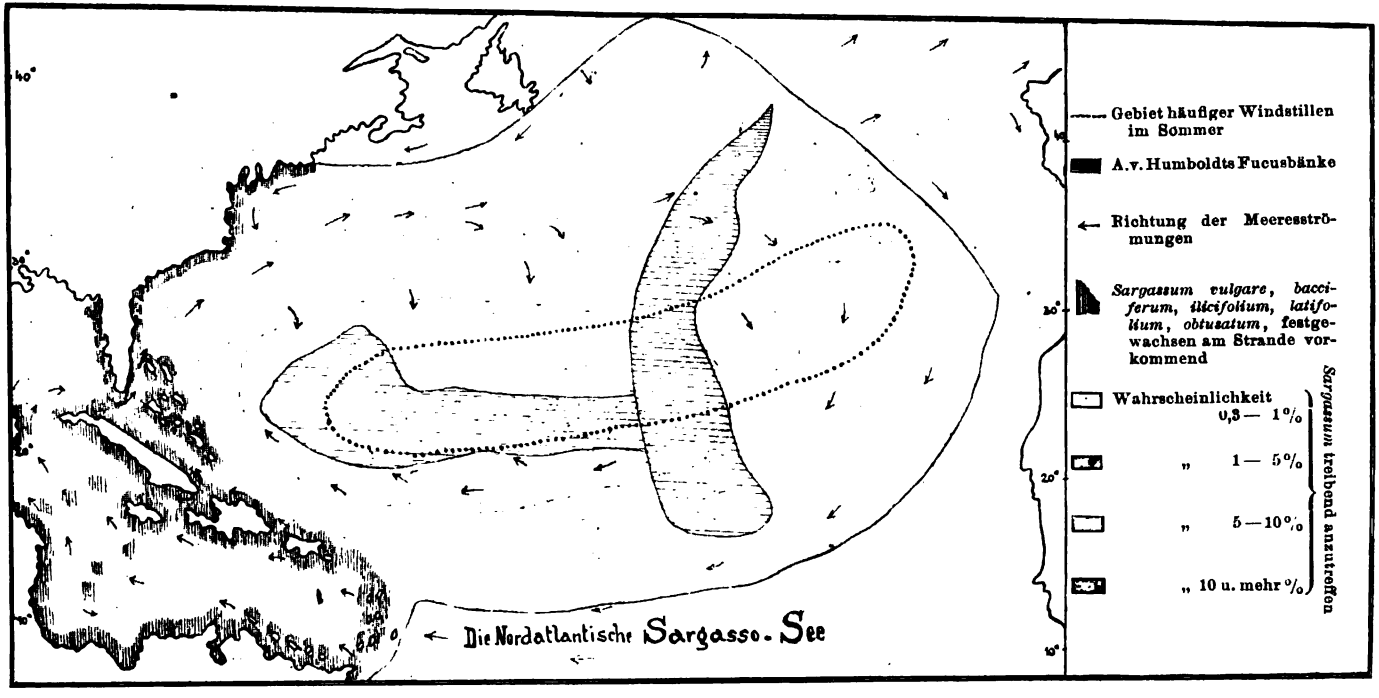


Fig. 225. (Nach Krümmel.)

Digitized by Google

für den ersten, der von treibendem Seetang aus dem Atlantischen Ozean berichtet. „Außerhalb der Säulen des Herkules", bemerkt er, „wächst Seetang von erstaunlicher Größe, wie man sagt, und an Breite größer wie eine Handfläche." Nach Krümmel handelt es sich hier indessen kaum um *Sargassum*, sondern wohl um eine *Laminaria*. Auch aus anderen älteren Autoren ist zu entnehmen, daß die Alten das wirkliche Sargassomeer überhaupt nicht kannten, obwohl schon die seefahrenden Karthager von dessen Existenz etwas gewußt haben mögen; es herrschte nämlich unter ihnen der Glaube, daß das Meer jenseits der kanarischen Inseln nicht schiffbar sei, weil eine dichte Lage von schwimmendem Kraut die Meeresoberfläche bedecke. Der eigentliche Entdecker der Sargassosee ist jedenfalls Kolumbus. Auf seiner ersten Reise führte sein Kurs ihn vom 16. September 1492 bis zur Entdeckung von Guanahani durch diese Krautsee hindurch. Auch die eigenartige Tierwelt der „yerba" war Kolumbus nicht entgangen, so die Krabben (cangrejo), von denen er eine fing und aufbewahrte. Erst Oviedo (1851) bedient sich des portugiesischen Wortes Sargasso (salgazo), das Kolumbus niemals gebraucht. Linné, der den Tang als *Fucus natans* beschreibt, nennt ihn das unter allen Gewächsen der Welt zahlreichste, Rumphius erkennt, daß die Pflanze vom Strande abgerissen sei, und nennt sie *Sargassum litoreum*. Humboldt hält den Raum, der häufig, doch nicht gleichzeitig, mit Seetang gefüllt ist, für fast sechsmal so groß als Deutschland (Fig. 225). Da der Botaniker Meyen nie an den Tangen der Sargassosee Fruktifikation beobachten konnte, während diese an den festsitzenden Sargassumpflanzen der brasilianischen Küste nirgends gefehlt hatte, spricht er die Ansicht aus, daß die Entwicklung neuer Individuen der freilebenden Sargassen auf ungeschlechtlichem Wege, durch Sprossung vor sich gehe. Nach Kuntze (1881) gibt es überhaupt kein eigentliches Sargassomeer, denn treibendes Kraut finde sich auch gelegentlich im Guinea- oder Brasilienstrom, am häufigsten aber im Roten Meere.

Während der Plankton-Expedition konnte der Botaniker Schütt feststellen, daß die Pflanzen lebten und sogar ein gewisses Wachstum zeigten. Die Verteilung der einzelnen Stücke war eine sehr unregelmäßige. Einmal ergab sich ein Stück auf 660 qm Oberfläche, das andre Mal auf 391 qm. 2555 Stück auf jedem qkm Golfstromoberfläche vom 4. August 1889 mag schon als ein ganz erkleckliches Quantum Pflanzensubstanz erscheinen, doch tritt es gegen das Planktonvolumen stark zurück, da dieses an der bezeichneten Stelle mindestens das 15 fache des angegebenen Sargassovolumens betrug. Im weiteren Verlaufe der Reise wurde schon auf je 175 qm Ober-

Digitized by Google

fläche eine Pflanze berechnet, und die Sargassen traten nun nicht mehr einzeln, sondern zu Bändern vereinigt auf. In dieser eigentlichen Sargassosee hatte das Planktonvolumen etwa das 50 fache des Sargassovolumen betragen. Da die Fucaceen bei gleichem Volumen viel mehr organische Substanz enthalten als die Planktonpflanzen und infolgedessen auch größere Ansprüche im Punkte Ernährung machen, sind sie in ihrer chemischen Zusammensetzung mit den niedrig organisierten Planktonpflanzen nicht ohne weiters in Parallele zu setzen, doch dürften die Sargassen, wo sie massig auftreten, immerhin den Planktonpflanzen merkliche Konkurrenz bereiten.

Krümmel hat versucht, auf Grund der Notizen in den Schiffstagebüchern durch die Wahrscheinlichkeitsrechnung und graphische Darstellung der „Linien gleicher Sargassowahrscheinlichkeit" (Isophykoden) den Begriff der Sargassosee geographisch zu lokalisieren. Dabei ließ sich feststellen, daß ein Gebiet von fast 7 Millionen qkm ungefähr auf der Stelle, wo unsere Karten eine Sargassosee angeben, mit einer mittleren, jährlichen Wahrscheinlichkeit von mehr als 5% sich findet und ein kleineres Gebiet von 4,44 Millionen qkm umschließt, worin die Sargassofrequenz auf mehr als 10% im Jahresmittel steigt (vgl. Fig. 225).

Das Sargassum wandert im Sommer aus dem Golfstromgebiet nach Südosten und überschreitet dann dem Meerestrom weiter folgend im Winter 30° n. B. und im Frühling 25° n. B. Der Floridastrom entführt die Tange aus dem Karaibischen Mittelmeer, namentlich zahlreich im Sommer, und sie brauchen dann kürzestens 5½ Monate, um in die Gegend im Südwesten der Azoren zu gelangen.

Diese „pseudoplanktonischen", schwimmenden Tangmassen geben nun einem an sie angepaßten Tierleben ein Substrat, ohne welches letzteres sonst nicht auf hoher See sich dauernd aufhalten könnte. Offenbar stammt diese eigenartige Tierwelt wie das Sargassum selbst von den Küsten des Karaibischen Meeres, doch ist es nach Ortmann sehr bemerkenswert, daß diese Sargassumtiere (wenigstens in der Mehrzahl) dort, wo das Sargassumkraut festgewachsen im Litoral vorkommt, nicht gefunden werden, sondern daß sie nur das treibende Kraut bewohnen.

Bis zum Jahre 1866 waren 43 Tierarten auf Sargassum gefunden worden, unter denen 19 als bisher nur auf diesem Tang gefunden näher bezeichnet werden (Martens). Umfangreicher, doch weniger kritisch, ist die vom „Challenger" zusammengestellte Liste der Sargassumtiere. Wir können sie nach Apstein in folgende 2 Gruppen einreihen:

Digitized by Google

1. Festgewachsene oder angeheftete Sargassumbewohner; dahin gehören einige Arten von Hydroidpolypen, *Spirorbis* u. a. Röhrenwürmer, *Lepas* und *Conchoderma*, sowie zwei Arten von *Membranipora*. Sie alle sind im Gegensatz zu den Tieren der folgenden Gruppe in keiner Weise an das Leben auf den Tangen angepaßt.

2. Auf dem Sargassum kriechende oder zwischen den Zweigen schwimmende Formen, die sich nur gelegentlich festzusetzen pflegen. Meist sind sie braun gefärbt wie das Sargassum, oder gelbbraun wie dessen Spitzen und tragen weiße Flecken, die den durch die erwähnten Moostierchen gebildeten weißen Flächen ähneln. Dadurch sind sie von dem Kraut schwer zu unterscheiden, so z. B. der Strudelwurm *Planocera sargassicola*. Als Kuriosum mag die Angabe Jourdans angeführt sein, der einen bisher aus dem Magen pelagischer Fische (Scomber und Thynnus) bekannten Trematoden, *Distomum clavatum* Rud., frei im Sargassomeer auffand.

Unter den Decapoden kennt Ortmann nur 5 echte Sargassumbewohner: *Virbius acuminatus, Latreutes ensiferus, Leander tenuicornis, Neptunus sayi* und *Nautilograpsus minutus*. Ferner sind nach Bergh als sargassicole Gymnobranchier zu bezeichnen: *Spurilla sargassicola, Cuthona pumilis, Fiona marina, Doto pygmaea, Scyllaea pelagica* und *Corambe sargassicola*. Dazu kommen noch die beiden schalentragenden Schnecken: *Litiopa melanostoma* und *Patina tella*.

Die Fische sind durch zwei Arten vertreten: eine Seenadel, *Syngnathus pelagicus*, und den in Farbe und Form vortrefflich angepaßten *Antennarius marmoratus*. In der Nähe von Sargassum finden wir noch bisweilen Igelfische und den Drückerfisch, *Balistes capriscus*. Es wird erzählt, daß sich die fliegenden Fische der Sargassosee in der Färbung dem Kraute anpassen. Sehr ausgebildet ist die Anpassungsfähigkeit jedenfalls bei den Krebsen *Nautilograpsus minutus* und *Virbius acuminatus*, die nur im Bereiche des Sargassums braun gefärbt sind, aber alsbald sich blau verfärben, wenn sie sich an blaue oder weiße Hochseetiere anklammern, die zuweilen in großen Schwärmen in die Sargassosee getrieben werden, so Porpiten, Physalien, Janthinen. Wie man sieht, handelt es sich hier ausschließlich um Tiere, die an der Wasseroberfläche leben und somit durch Winde in die Halostase getrieben werden, denn Schwärme anderer Planktonten scheinen in der Sargassosee nicht vorzukommen, wie denn überhaupt dieses Gebiet als sehr planktonarm zu bezeichnen ist.

So fiel unter den Bearbeitern des von der Plankton-Expedition gesammelten Materials Wille die geringe Entfaltung der Schizophyceenflora in der Sargassosee auf. Wenn die Zählungen in diesem

Digitized by Google

Gebiete trotzdem hie und da größere Mengen ergaben, scheint es sich nur um momentane, wolkenartige Ansammlungen zu handeln.

Auch an pelagischen Würmern, Amphipoden, Decapodenlarven und Radiolarien wurde die gleiche Individuenarmut beobachtet. Bezüglich der Acanthometriden unterscheidet noch Popofsky ein artenreicheres Zentrum und eine speziesarme Randzone. Das verhältnismäßig reichere Vorkommen von Wurmlarven und Cyphonautes läßt sich wohl damit erklären, daß die Muttertiere dieser Larven eben zur ständigen Fauna der treibenden Tange gehören. Ebenso spricht gegen die, durch exakte Zählungen nachgewiesene, quantitative Planktonarmut der Sargassosee nicht die Beobachtung, daß einige wenige Planktonarten gerade hier zur üppigsten Entfaltung gelangen. So wurde z. B. unter den Cladoceren die schon erwähnte *Evadne spinifera* (Fig. 224, S. 442) regelmäßig in der Sargassosee und in dem anschließenden Nordäquatorial bzw. Kanarenstrom gefangen (Hansen) und in demselben Areal scheint auch ein Copepode, *Copilia mediterranea* (Fig. 28, S. 69), regelmäßig vorzukommen.[1]) Ausschließlich in der Sargassosee lebt von Protozoen die Acanthometride *Amphilonchidium haeckeli* und die Tintinne *Ptychocylis undella* var. *sargassensis*.

Die Sargassosee läßt sich somit biologisch charakterisieren:

1. Durch das Vorkommen der treibenden Sargassobüsche mit den ihnen eigentümlichen Bewohnern.

2. Durch den Mangel an Schwärmen größerer Tiere (einige superfiziell lebende Planktonten ausgenommen).

3. Durch die Armut an (kleineren) Planktonten, die im übrigen aber sehr regelmäßig über das ganze Gebiet der Halostase ausgebreitet sind.

4. Durch das Vorkommen einiger spezifischer Sargassoseeplanktonten.

In physikalischer Hinsicht sind für die Sargassosee charakteristisch:

1. Die fehlenden Strömungen.

2. Die schon früher erwähnte, geringe Abkühlung des Wassers nach der Tiefe zu.

Ähnliche Temperaturverhältnisse wie in der Sargassosee finden wir im Mittelmeer und auch bezüglich des Planktons ergeben sich auffallende Analogien. Schütt konnte schon vor Jahren auf Grund quantitativer Fänge feststellen, „daß die Planktonmassen im Golf

1) Vgl. dazu auch die Karten Fig. 251 u. 252.

Digitized by Google

von Neapel keineswegs immer so unermeßlich groß sind, wie bisweilen angenommen zu werden scheint". Wir wissen heute, daß das Mittelmeer sogar quantitativ sehr planktonarm ist. Schütt verglich nun die quantitativen Fänge aus der Sargassosee mit denen im Neapler Golf und konnte so feststellen, daß das Mittel der Fänge im Mittelmeer aus 200 m Tiefe pro 0,1 qm Oberfläche 3,2 ccm beträgt, was dem Mittelwerte aus den Sargassoseefängen (= 3,3 ccm) sogar bis auf 0,1 ccm nahe kommt. Die Ähnlichkeit erstreckt sich aber noch weiter, indem sich das Plankton der Sargassosee auch in qualitativer Beziehung ähnlich verhält wie das des Mittelmeeres; das gilt im speziellen für die Peridineen (Schütt), die koloniebildende Radiolarie *Myxosphaera coerulea* (Brandt), die Acanthometride *Lithoptera fenestrata* (Fig. 226) (Popofsky). Nach Apstein ist *Alciope contraini* im Mittelmeer und in der Sargassosee am häufigsten, und dasselbe dürfte von dem vorerwähnten Copepoden, *Copilia mediterranea*, gelten.

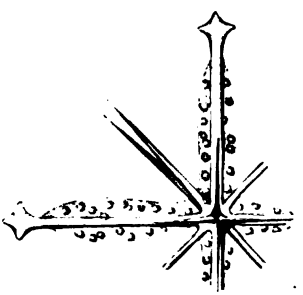


Fig. 226.
Lithoptera fenestrata J. Müller.
(Nach Popofsky.)

c) Bedeutung der Küste für die Planktonphylogenie.

So wie von den Ufern der Süßwasserbecken ein unversiegbarer Strom neuen Lebens in das freie Wasser der Seebecken sich ergießt, wird auch das gesamte Tier- und Pflanzenleben der Hochsee direkt oder indirekt von der Küstenregion beeinflußt. Zahlreiche Fische laichen in den Algenwiesen des Litorale, weil den Eiern hier reichlich Sauerstoff zur Verfügung steht, dessen sie in erheblichem Maße benötigen (Thoulet). Planktonischen Eiern entschlüpfte Jungfische (Pleuronectiden) ziehen landwärts, um an der Küste alsbald das freie Vagabundenleben der Jugend zu beschließen und als Benthosbewohner die seewärts gerichtete Wanderung in tiefere Gründe anzutreten. Billionen neritischer Planktonten werden, wie wir gehört haben, alljährlich von Strömungen in die offene See entführt, und in den Zentren der großen, ozeanischen Zirkelströme staut sich eine eigenartige neritische Lebewelt an, das „Pseudoplankton" der Halostasen.

Wenn sich so, ich möchte sagen, der ontogenetische Zusammenhang des ozeanischen und neritischen Planktons der Gegenwart nachweisen läßt, dann ist wohl der Gedanke naheliegend, ob nicht auch die Verfolgung der erdgeschichtlichen Entstehung des Haliplanktons, also gewissermaßen seine Phylogenie, auf die Küstenzone der Welt-

Digitized by Google

meere als einer uralten Geburtsstätte des gesamten pelagischen Lebens hinführt.

Leider stellen sich solchen Erörterungen große, zum Teil unüberwindliche Schwierigkeiten entgegen; gerade bei den zarten Planktonten macht sich die „Unvollständigkeit der geologischen Urkunde“ unangenehm bemerkbar. Nur ein kleiner Bruchteil aus vergangenen Erdperioden ist uns in Versteinerungen erhalten geblieben, so viele Diatomeen, Foraminiferen (nach Walther etwa 20 Arten), fast alle Radiolarien. Bis jetzt sind fast sämtliche umfangreicheren und erhaltungsfähigen Untergruppen der Radiolarien auch fossil angetroffen worden. Daß wir unter den fossilen Vorkommnissen die Colliden, Sphärozoën und Acanthometren vermissen, wird uns nicht wunder nehmen, da die Angehörigen dieser Abteilungen entweder überhaupt keine erhaltungsfähigen Skeletteile besitzen oder wie ein Teil der Colliden und Sphärozoën solche, die im isolierten Zustande kaum oder nicht sicher zu erkennen sind (Bütschli). Unter den Flagellaten erwähne ich die Peridineen, „von denen auch Überreste aus der Kreideformation angegeben werden“ (Zittel), sowie die Coccolithophoriden, (Fig. 227), deren kleine, 1—12 μ lange Kalkskelette, Coccolithen und Rhabdolithen, an dem Aufbau mancher Kalk- und Kreidefelsen und an der Zusammensetzung der gegenwärtigen Meeressedimente einen hervorragenden Anteil haben. Durch Ehrenberg (1836) in der Kreide entdeckt und für anorganische Elemente des Gesteins gehalten, wurden sie später in Ablagerungen der verschiedenen Erdperioden aufgefunden und selbst noch im Cambrium nachgewiesen (Lohmann).

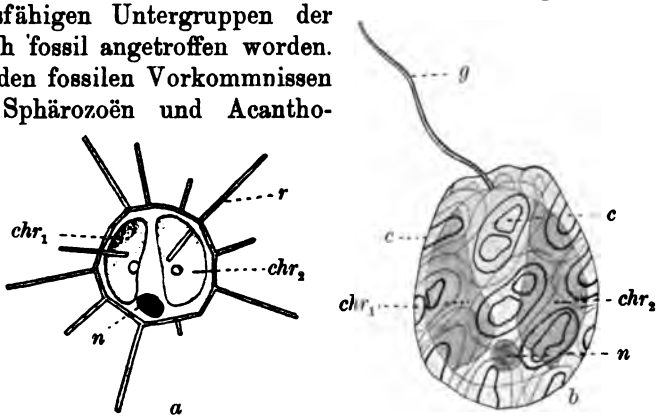


Fig. 227. Coccolithophoriden. *a Rhabdosphaera stylifer Lohmann*, *b Coccolithophora wallichi Lohmann.* (Nach Lohmann.) *n* Kern, *chr*$_1$ *chr*$_2$ die beiden Chromatophoren, *r* Rhabdolithenstiel, *c* Coccolithen, *g* Geißel.

Unter den Coelenteraten mag nur kurz auf die bekannten Medusen-Abdrücke aus dem lithographischen Schiefer des oberen Jura bei Solenhofen, Eichstädt und Kelheim in Bayern hingewiesen werden,

Digitized by Google

unter den Mollusken auf die Pteropoden und unter den Krustern auf die fossilen Eier planktonischer Copepoden.

Macht schon die richtige systematische Einordnung der für uns in Betracht kommenden Formen wegen ihrer der Petrifizierung meist wenig günstigen Körperbeschaffenheit große Schwierigkeiten, so steigern sich diese nur noch bei der Entscheidung der Frage nach der Zugehörigkeit des Fossiles in eine der uns hier interessierenden Biocoenosen. Die ältere Paläontologie begnügte sich ja zumeist damit, die versteinerten Reste in das System der lebenden Tiere und Pflanzen einzuordnen; die moderne Paläobiologie versucht eine biologische Analyse der fossilen Formen und ihre Bestimmung nicht nur nach systematischen, sondern auch nach bionomischen Gesichtspunkten.

Fig. 228. Cephalopode aus der Familie der *Cranchiae* aus dem Indischen Ozean. (Nach Chun).

Soviel ist sicher, daß sich im Plankton viele uralte Formen fast unverändert bis auf den heutigen Tag erhalten haben. „Wenn fossile Radiolarien so häufig in Coprolithen und phosphoritischen Gesteinen nachgewiesen wurden, so ist das ein Beweis dafür, daß sicher seit dem Carbon das Plankton als Nahrung der Meerestiere dient." (Walther.)

Es ist auffallend, daß sich die meisten unserer heutigen Planktonten leicht von litoralen Formen ableiten lassen; dafür sprechen sowohl morphologische wie biologische Tatsachen. Viele Planktonten der Jetztzeit zeigen larvale Charaktere. Unter den Cephalopoden gibt es eine Gruppe der *Cranchia*-artigen, die durch Durchsichtigkeit und Muskelschwäche, die starke embryonale Augenentwicklung, den nur wenig entwickelten Armapparat einen larvalen Eindruck machen, aber sie werden doch geschlechtsreif (Fig. 228). „Da wir nun wissen", sagt Pfeffer, „daß diese Tintenfische pelagisch bleiben, haben wir hier ein Beispiel, daß Larven, die den Anschluß an das Litorale nicht erreichten, dennoch schließlich Geschlechtsorgane ansetzten, genau so wie der Axolotl." So können wir vielleicht die Appendicularien als auf die Hochsee verschlagene, geschlechtsreif gewordene Ascidienlarven auffassen (Boas), wir werden versucht, die Pteropoden, vielleicht auch die Heteropoden, die beide in mancher Hinsicht etwas Larvenartiges haben, unter denselben Gesichtspunkten zu betrachten (Pfeffer). Ich erinnere ferner an den neotenischen Amphioxides (Goldschmidt) (Fig. 229).

Die Coelenteraten müssen nach Pfeffer ganz anders betrachtet

Digitized by Google

werden, insofern hier die freischwimmende Form das Gegenteil einer Larve, nämlich gerade das Geschlechtstier ist. Dagegen dürfte umgekehrt das Ausfallen der festsitzenden Generation bei Quallen kaum anders zu erklären sein, als dadurch, daß gewisse, ausgesprochen pelagisch gewordene Formen nicht mehr in die Lage kamen, ihrer Brut eine feste Ansatzstelle im Litoral zu gewähren. So ist nach Claus auch die Organisation der Siphonophoren aufzufassen, indem die freischwimmenden Larven, welche eigentlich zu festsitzenden Hydroidstöckchen auswachsen sollten, nicht zum Festsetzen kamen, dennoch aber die Fähigkeit nicht verloren, zu wachsen und polymorphe Individuen zu erzeugen.

Die Eier einiger Copepoden, die Dauersporen der Planktondiatomeen, die wohl in die Tiefe absinken, aber nicht den Boden erreichen, sondern noch im freien Wasser die neue Generation entlassen, erinnern an die Dauereier und Cysten benthonischer Formen.

Es scheint sich das Haliplankton der Jetztzeit aus zwei verschiedenen Formengruppen zusammenzusetzen.

Aus gewissen Urformen, von denen nur wenige für die geologische Erhaltung geeignet waren und nur ein Bruchteil sich bis auf unsere Tage erhalten hat. Wir denken dabei an niedere Planktonten, Protisten, z. B. an Flagellaten und Radiolarien. Von den ersteren, als den Anfangsgliedern verschiedener Algenreihen leitet Oltmanns die seßhaft gewordenen Formen des Benthos her. Wir können uns vorstellen, „daß mit der Seßhaftigkeit wie bei den Völkern auch bei den Algen die höhere Entwicklung begann, denn jetzt erst wurde erfordert eine „Stellungnahme“ zum Substrat und damit eine Polarisierung, eine Abfindung mit Wasserbewegung, Licht und andren Faktoren.“ Unter den Zooplanktonten des Meeres sind es vorzüglich die Radiolarien, die sich aus den warmen paläozoischen Meeren erhalten haben und uns heute namentlich in den Tropenmeeren durch ihre Formenmannigfaltigkeit überraschen. In diesem Sinne sagt Ortmann von dem Lebensbezirk der offenen See: „Sein Alter in der Form, wie es uns jetzt in den

Fig. 229. *Amphioxides valdiviae Goldschmidt.* (Originalzeichnung von L. Müller-Mainz nach einem Präparat von Dr. Goldschmidt.)

Digitized by Google

Tropen entgegentritt, ist jedenfalls ein sehr hohes, es ist mindestens gleichalterig mit dem Litoral und dem festländischen Lebensbezirk.“ Und nur in der Beschränkung auf das Urplankton ist Moseleys Ansicht auch heute noch aufrecht zu halten, daß die frei schwimmenden Tierformen die ursprünglichen seien, daß von diesen die benthonischen abzuleiten sind. Vom Benthos aus wurden einerseits die übrigen Lebensbezirke bevölkert, während sich andererseits gewisse Gruppen abzweigten, die wieder pelagisch wurden; letztere wollen wir im Gegensatz zum Urplankton Neoplankton nennen.

Wir werden die Hauptmasse des rezenten Haliplanktons und des Pelagials im allgemeinen von dem Litoralbenthos abzuleiten haben; diejenigen Formen aber, die sich einmal dem Leben im freien Wasser anpaßten, blieben weiterhin mehr konstant in ihren Merkmalen als ihre im Litoral verbleibenden Verwandten, die dort ungleich wechselnderen Lebensbedingungen unterworfen sind.

Die Mitglieder des Pelagials sind — im Sinne der Paläontologie — mehr langlebige Typen, während die jetzigen Vertreter des litoralen Benthos in ihren morphologischen Eigenschaften mehr als jüngere Typen aufzufassen sind. (Ortmann.) Dementsprechend werden auch die rein ozeanischen Planktonten viel konservativer sein als ihre neritischen Verwandten.

Wir haben demnach in der Litoralregion die Geburtsstätte des marinen Neoplanktons zu erblicken. Sie reicht nach Murray bis etwa 100 Faden Tiefe, von wo ab die Existenzbedingungen nahezu überall gleichförmig werden, bis zur „mud-line“, der Schlammlinie englischer Autoren, die dadurch gekennzeichnet ist, daß sie den Ruheplatz für allen Schlamm vom Lande sowie Reste der toten pelagischen Organismen bildet. Von hier aus ist in einer vielleicht nicht gar so weit zurückliegenden geologischen Periode die Tierwelt in die Tiefe gewandert — die heutige abyssale Fauna, nachdem früher schon von eben dieser Schlammlinie die Ahnen der Mehrheit des heutigen Haliplanktons ihre „Völkerwanderung“ in die offene, weite See angetreten hatten; ein nicht geringer Teil der heutigen Tiefseefauna scheint überdies nicht auf direktem Wege an den Küstenabhängen, sondern auf dem Umweg über das superfizielle Pelagial in die großen Meerestiefen gelangt zu sein. Die Einwanderung in die Tiefsee hat jedenfalls in den wärmeren Zonen hauptsächlich stattgefunden und ist, wie es scheint, noch heute in vollem Gang (Fische nach Brauer).

Was aber, fragen wir, war die Veranlassung zu diesen gewaltigen Veränderungen, welche äußeren Umstände verursachten diese Invasion

Digitized by Google

von den Küsten der Kontinente her in das Reich des altehrwürdigen Adelsgeschlechtes der Urplanktonten?

Pfeffer versucht auch auf diese Frage eine Antwort zu geben. Bis zu alttertiären Zeiten bevölkerte die Ozeane eine Organismenwelt mit dem Habitus der heutigen Tropenfauna und -flora. Während des Tertiärs zieht sich diese allmählich von den höheren Breiten zurück und nimmt während des Oligocaens und Miocaens einen subtropischen Charakter an.

Auf der nördlichen Halbkugel läßt sich geologisch nachweisen, daß die Veränderung der alten Fauna in die heutige sich zonenartig ausdrückte, daß die zonenartige Anordnung unserer jetzigen Faunen jenem zonenartigen Rückzuge der alten Fauna ihren Ursprung verdankt. „Von allen großen Verhältnissen, welche das Leben auf Erden betreffen, gibt es aber nur eines, welches zonenartig wirkt und sich zonenartig ausdrückt und zwar gleichmäßig auf der nördlichen wie südlichen Halbkugel, das ist die Erwärmung der Erde durch die Sonne.“ Somit sind also klimatische Veränderungen, die an den Polen beginnende Abnahme der Wassertemperatur, die Ursache des Rückzuges des Urplanktons nach dem Äquator gewesen. Im Warmwasser des Tertiärs existierte eine wärmere, aber sauerstoffärmere und auch nahrungsärmere Tiefsee. In demselben Maße als sich das Meerwasser an den Polen abkühlte und das universelle Urplankton sich äquatorialwärts zusammenzog, ermöglichte das von den Polen in die Tiefe absinkende, sauerstoffreichere, kältere, den nahrhaften Planktonregen besser konservierende Wasser die Existenz einer abyssalen Fauna.

Inzwischen hatte sich auch in der verschmälerten Zone[1]) der in vortertiärer Zeit in „vollständiger klimatischer und topographischer Kontinuität“ stehenden Litoralregion reiches Leben entwickelt, für dessen Expansionsbestrebungen die offene See noch im Vergleich zur ewigen Nacht der Tiefsee und dem ausgesüßten Wasser der Ästuarien zunächst der zusagendste Lebensbezirk sein mußte: die Vorhut des künftigen Neoplanktons machte sich also auf den Weg nach der neuen Heimat im Pelagial.

Moseley bezeichnete die pelagische Tierwelt in ihrer Gesamtheit als die Stammform aller übrigen Faunen und zwar deswegen, weil die Ufertiere pelagische Jugendstadien haben, diese aber das phylogenetisch ältere Stadium darstellen. Dieser Gedanke hat, wie Pfeffer bemerkt, den Fehler, physiologische Verhältnisse ohne weiters morphologisch zu verwerten.

1) In den ursprünglich seichteren Meeren dürfte das Litoral eine größere Ausdehnung gehabt haben als in späteren Epochen.

Digitized by Google

Im Gegenteil: der Umstand, daß die pelagischen Larven sich später zum litoralen Leben wenden und zwar wenden müssen, wenn sie nicht untergehen wollen, zeigt, daß das Litoral der günstigste Platz für die Entwicklung des Meereslebens ist.

Immerhin ist das freischwärmende, planktonische Larvenstadium jedenfalls für die Ausbreitung der Art von großem Wert, und nur die Ungunst der Verhältnisse, wie wir sie in den Polargegenden und im Abyssal antreffen, schuf die sogenannte abgekürzte Entwicklung und die Brutpflege. Auch für das Süßwasserplankton ist der Larvenmangel eines der hervorstechendsten Merkmale. In den limnetischen „Kleinstaaten" war offenbar für die Ausbreitung der Art ein speziell diesem Zweck angepaßtes Larvenstadium nicht nötig und für die größeren Reisen von See zu See, von Teich zu Teich sind die widerstandsfähigen Dauereier und Cysten entschieden besser geeignet.

Wir haben es im vorhergehenden versucht, die erdgeschichtliche Entstehung und Entwicklung des Planktons kurz zu schildern, und sind zu dem Resultate gekommen, daß wir zu unterscheiden haben: zunächst ein Urplankton, das in den paläozoischen Warmmeeren gleichmäßig über den ganzen Erdball verbreitet war, dessen Nachkommen sich wohl zum Teil bis auf die Gegenwart erhalten haben. Die in der Tertiärzeit beginnende, klimatische Differenzierung hat wie in der gesamten Lebewelt, so auch im Pelagial auffallende Umänderungen zur Folge gehabt. „Es hat fast den Anschein, als träte mit dem Beginn der Tertiärzeit ein neuer Faktor in den Existenzbedingungen auf, der auf gewisse Gruppen vernichtend, auf andere entwicklungsfördernd wirkte: es wäre wohl möglich, daß der beginnende Klimawechsel hierbei eine wichtige Rolle gespielt hat" sagt Ortmann. Das Urplankton mußte sich, sofern ihm eine große Anpassungsfähigkeit nicht ein Verbleiben erlaubte, von den Polen nach der wärmeren Äquatorialzone zurückziehen, und vom Litorale aus drang eine neue Welt planktonischer Organismen, das Neoplankton, mit z. T. ausgeprägt larvalem Charakter vor.

Wir haben im letzten Abschnitte ausführlicher über die Lebewelt der Sargassosee gesprochen, und es ist die Frage naheliegend, ob sich ähnliches wohl auch schon aus älteren, geologischen Perioden nachweisen lasse. Walther glaubt diese Frage bejahen zu können. Jäckel untersuchte die jurassische *Saccocoma*, welche, wie schon Joh. Müller erkannt hatte, zu den Crinoiden gehört. Die Kelchdecke dieser Formen war wahrscheinlich unverkalkt, der Kelch bildete einen dünnwandigen, elastischen Sack, an den Armen hatten sich flügelartige Fortsätze entwickelt, welche das Tier befähigten, frei

Digitized by Google

im Wasser zu schweben. Im Stuttgarter Museum findet sich eine Liasplatte, auf der mehrere *Pentacrinus* mit dem Unterende ihres Stieles um einen verkohlten Holzstamm gewickelt sind. Walther erwähnt weiters eine Culmschieferplatte, auf der ein anthrazitisches Stück Treibholz rings mit einem Heiligenschein fußlanger Crinoidenstiele besetzt war. Vielleicht gehörten also gewisse *Pentacrinus*-Arten zum Pseudoplankton und schwebten an Treibholz angeklammert mit der Krone nach unten im Wasser. Dasselbe gilt wohl auch von den Hydroiden der Vorzeit, den Graptolithen. Wie das moderne Golfkraut durch Strömungen in alle Breiten getragen wird, behaftet mit seiner eigenartigen Tierwelt, so mögen auch einstens Seealgen die Graptolithen, welche auf ihnen angeheftet waren, mit sich geführt haben — in einer Sargassosee der Vorwelt.

Literatur.

1. Agassiz, A. (s. p. 161 Nr. 2).
2. Apstein, C. Tierleben der Hochsee. Kiel-Leipzig-Tsingtau, Lipsius und Tischer, 1905.
3. Aurivillius, C. W. S. (s. p. 436 Nr. 1).
4. Boas, J. E. V. Über Neotenie. Festschrift für Gegenbaur. Leipzig. 2 Bde. 1896.
5. Brandt, C. (s. p. 226 Nr. 8).
6. Brauer, A. (s. p. 84 Nr. 3).
7. Bütschli, O. (s. p. 332 Nr. 10).
8. Challenger, Rep. on the. Bd. 1. Narrative. 1885.
9. Fuchs, T. Über Pteropoden und Globigerinenschlamm in Lagunen von Koralleninseln. Verh. geol. Reichsanstalt Nr. 7. 8. 1905.
10. Gardiner, S. The fauna a. geography of the Maldive and Laccadive Archip. Cambridge, 1903.
11. Gazelle — Die Forschungsreise S. M. S. — in den Jahren 1874—76. Hrsg. v. Hydrogr. Amt. 5 Bde. Berlin 1888—1890.
12. Goldschmidt, R. Amphioxides und Amphioxus. Zool. Anz. Bd. 30. 1906.
13. Gough, L. H. (s. p. 382 Nr. 23).
14. Gran, H. H. (s. p. 71 Nr. 21).
15. Gran, H. H. (s. p. 172 Nr. 13).
16. Haeckel, E. (s. p. 120 Nr. 23).
17. Haecker, V. (s. p. 227 Nr. 23).
18. Hansen, H. J. (s. p. 437 Nr. 21).
19. Heilprin, A. The geographical and geological distribution of animals. The international scientific series Bd. 57. New-York 1887.
20. Jourdan, E. Note sur l'anatomie du Distomum clavatum Rud. Revue des scienc. natur. Montpellier, Bd. 2. 1881.
21. Kohl, Geschichte des Golfstromes. 1868.
22. Krümmel, O. Reisebeschreibung. Erg. d. Plankton-Exp. Bd. 1. A. 1892.
23. Lo Bianco, S. (s p. 162 Nr. 49).
24. Lohmann, H. (s. p. 227 Nr. 40).

Digitized by Google

25. Lohmann, H. (s. p. 17 Nr. 12).
26. Martens, G. v. Botanischer Teil der preußischen Expedition nach Ostasien. Berlin 1866.
27. Monaco, A. v. (s. p. 17 Nr. 14).
28. Oltmanns, F. (s. p. 228 Nr. 46).
29. Ortmann, A. E. (s. p. 72 Nr. 32).
30. Ostenfeld, C. Plankton. 1898—1899. Jagttagelser over Overfladevandets Temp., Salthold. og Plankton. 1899.
31. Pfeffer, G. Versuch ü. d. erdgeschichtliche Entwicklung der jetzigen Verbreitungsverhältnisse unserer Tierwelt. Hamburg, Friederichsen, 1891.
32. Popofsky, A. (s. p. 228 Nr. 50).
33. Reibisch, J. (s. p. 383 Nr. 58).
34. Schütt, F. (s. p. 8 Nr. 22).
35. Steuer, A. (s. p. 290 Nr. 41).
36. Thoulet, J. (s. p. 48 Nr. 47).
37. Vanhöffen, E. (s. p. 187 Nr. 22).
38. Walther, J. (s. p. 48 Nr. 52).
39. Walther, J. (s. p. 228 Nr. 69).
40. Wille, N. Schizophyceen. Erg. d. Pl.-Exp. Bd. 4. M. f. 1904.
41. Zittel, K. A. Paläozoologie. 4 Bde. München-Leipzig, Oldenbourg, 1876—1893.

Digitized by Google

Kapitel VII.

Die geographische Verbreitung des Planktons.

1. Die geographische Verbreitung des Haliplanktons.

Wir haben im vorhergehenden die hohe Bedeutung der Litoralregion für die Entwicklung des gesamten Planktons kennen gelernt und werden uns folgerichtig auch in den Fragen der Planktongeographie zunächst mit dem Litorale als der Heimstätte des neritischen Planktons zu befassen haben.

Die eigentümliche Verteilung von Wasser und Land auf unserer Erde hat die reichste Entfaltung des Litorale und damit des neritischen Planktons auf der nördlichen, die des ozeanischen Planktons aber auf der südlichen Halbkugel zur Folge. Da das neritische Plankton wie ein nie versiegender Nahrungsstrom vom Litorale her der Hochsee zufließt, werden uns bzgl. der Planktonproduktion die Meere und Meeresteile nördlich vom Äquator reicher erscheinen als die südlich davon, ebenso der Atlantik reicher als der „große Ozean". Dagegen ist, wie wir später noch sehen werden, die küstenferne Hochsee der Südhemisphäre offenbar für die Ausbildung des ozeanischen Planktons ein günstigerer Boden. Leider ist es gegenwärtig um unsere Kenntnis der geographischen Verbreitung des Küstenplanktons noch recht schlecht bestellt; wissen wir doch von recht vielen neritischen Larvenformen nicht einmal genau, welchen Benthostieren sie angehören. Die engen biologischen Beziehungen des Küstenplanktons zum litoralen Benthos lassen uns aber vermuten, daß die Verbreitungsgrenzen hier wie dort zum mindesten sehr ähnliche sein werden, und wir werden daher nicht sehr fehlgehen, wenn wir vorläufig zur Ergründung der Verbreitung des Küstenplanktons die Lebensbezirke des Litorales zum Vergleich heranziehen.

Mit Pfeffer und Ortmann können wir als die hauptsächlichsten Faktoren, die bei der Verbreitung des Halobios in Frage kommen, folgende drei bezeichnen:

Einen biologischen, einen topographischen und einen klimatologischen Faktor. Wer Gelegenheit hat, die gesamte marine Lebewelt eines beschränkten Beobachtungsgebietes durch längere Zeit,

Digitized by Google

etwa einige Jahre hindurch, ununterbrochen zu beobachten, wird beständige Veränderungen in der Zusammensetzung der Fauna und Flora der einzelnen Lebensbezirke oder Biocoenosen bemerken können. Arten verschwinden, Fremdlinge treten an ihre Stelle. Im Triester Golfe z. B. läßt sich an der Hand älterer Faunenlisten wie aus Urkunden alter Geschlechter nachweisen, daß mit der Zeit angestammte Erbbesitztümer fremden Eindringlingen ausgeliefert werden, daß einst vielgesuchte „seltene" Raritäten zu den häufigsten Arten geworden sind; über ähnliche Veränderungen der Triester Hafenflora berichtet Techet.

In manchen Fällen läßt sich der Weg, den die Immigranten genommen, noch feststellen, zuweilen auch der Grund vermuten, weshalb die eine oder andere Art seltener geworden oder gar verschwunden ist. Der Mensch, der so durchgreifende Veränderungen in der Ausbreitung des Geobios verschuldet, beginnt weniger auffällig zwar, doch nicht minder ausgiebig auch die stillen Bewohner des Meeres in ihrer natürlichen Entwicklung und Ausbreitung zu beeinflussen. So berichtet z. B. Thilenius von der litoralen Meeresfauna Neuseelands, daß dort die rücksichtslose Jagd auf Trepang, die durchaus auf der Stufe des Raubbaues steht und keinerlei Schonzeit während der Fortpflanzungszeit kennt, das Bild des Riffes und der Strandzonen veränderte.

Jedenfalls wird aber das litorale Benthos selbst, unterstützt durch die Wanderungen seiner ausschwärmenden Larven, oftmals zu solchen sinnenfälligen Veränderungen in der Zusammensetzung der litoralen Lebewelt Veranlassung geben. In die nördliche Adria wandert z. B. gegenwärtig eine in früheren Dezennien nicht beobachtete Seeigelart *(Arbacia)* ein und scheint den Bestand der dort heimischen *Strongylocentrotus*-Art zu verdrängen.

Aus rein biologischen Gründen, im „Kampf ums Dasein", finden beständige Grenzüberschreitungen statt, und wir werden daher von vornherein auf eine scharfe Abgrenzung der einzelnen Verbreitungsgebiete verzichten müssen.

Nun liegt es im Wesen der marinen Migrationen, daß (aktiv oder passiv) wandernde Organismen sich nur in solche Gebiete verbreiten können, die mit dem ursprünglichen Entstehungsgebiet in Zusammenhang stehen (Ortmanns Gesetz der Kontinuität des Verbreitungsgebietes).

Die Kontinente unserer Erde nähern sich in hohen nördlichen Breiten, während sie auf der Südhemisphäre sich voneinander entfernen. Durch diese Annäherung wäre in topographischer Hin-

Digitized by Google

sicht die Kontinuität des Litorale hergestellt; sie wird aber durch die Verschiedenheiten der Temperaturverhältnisse in den Tropen und im arktischen und antarktischen Gebiet, also durch den dritten, den klimatologischen Faktor, unterbrochen.

Er verhindert, daß die an ein tropisches Klima angepaßten Organismen um die Südspitze der Kontinente herum oder in der Arktis an den Stellen der größten Annäherung der Kontinente von einem Ozean zum anderen, von dem Litorale eines Kontinentes zu dem eines anderen gelangen können. Dadurch soll, wie Ortmann behauptet, eine wichtige, topographische Trennung des Litorales innerhalb der Tropen herbeigeführt werden.

Wie aber wirkte der topographische Faktor im Laufe der Erdgeschichte auf die Ausbreitung des Litorales? Wir werden wohl mit Ortmann eine größere, horizontale Ausbreitung des Litorales in früheren Zeiten annehmen können, und es ist wahrscheinlich, daß die noch jetzt vorhandene räumliche Kontinuität des Litorales auch in früheren Zeiten und damals wohl in noch größerer Ausdehnung vorhanden war, als jetzt. Erst mit dem Eintritt der klimatischen Differenzierung in der Tertiärzeit änderten sich die Verhältnisse im Litorale, und allmählich wurden die Schranken vollständig, die heute die Kontinente der alten und neuen Welt bilden; erst seit der jüngeren Tertiärzeit besteht die Landverbindung zwischen Nord- und Südamerika. Indessen haben neuere Forschungen ergeben, daß die geologische Geschichte der Kontinente offenbar nur von untergeordneter Bedeutung für die marine Tiergeographie ist und die Kontinentalschranken eine weit geringere Rolle spielen, als man früher vermutete (Doflein).

Ungleich wichtiger ist jedenfalls der klimatische Faktor. Da eine Kontinuität des Klimas seit der Tertiärzeit auf der Erde nicht besteht, sondern im allgemeinen die Höhe der Temperatur nach den Polen zu abnimmt, mußte sich die gesamte Organismenwelt diesen Verhältnissen anpassen. Die Wichtigkeit der Temperaturverhältnisse für die Bionomie mariner Organismen war schon frühzeitig erkannt worden; nur hielt man, wie wir schon früher (S. 69) ausführten, die absolute Höhe, die die einzelnen Arten zum mindesten nötig haben, für das Wichtigste und konstruierte Isokrymen (Dana), während nach Ortmann der Betrag der Temperaturschwankungen an den einzelnen Stellen des Meeres für die Ausbreitung des Halobios von Bedeutung ist. Denn diejenigen Organismen, die an gleichmäßig warmes Klima gewöhnt sind, können sich polwärts nicht in Gebiete ausbreiten, die bedeutenden, jährlichen Temperaturschwankungen aus-

Digitized by Google

gesetzt sind; Organismen, die in den letzteren dauernd existieren sollen, müssen eben stärkere Temperaturextreme ertragen können, sie müssen eurytherm sein. Es wird somit einem tropischen oder äquatorialen Lebensbezirk stenothermer Warmwasserorganismen nordwärts und südwärts vom Gleicher je eine gemäßigte Zone, das Wohngebiet einer eurythermen Organismenwelt, folgen müssen. Gehen wir von diesen Übergangszonen noch weiter polwärts, wo sich die Amplitude der Temperaturschwankungen verringert, das Mittel aber niedriger liegt, wie in den Tropen, so ist leicht einzusehen, daß die Anpassung von Organismen, die an ein gleichmäßig warmes Klima gewöhnt sind, an die bedeutenden Schwankungen in den Übergangszonen viel tiefer eingreifende morphologische Änderungen im Gefolge haben muß als die Anpassung von Organismen, die an starke Extreme gewöhnt sind, an das gleichmäßig kühle Klima der polaren Zone. Es wird somit der Übergang vom gemäßigten zum polaren Klima keine so durchgreifende klimatische Grenze bilden wie der Übergang vom tropischen zum gemäßigten Klima.

Man hatte früher geglaubt, diese oben angeführten litoralen Regionen, die tropische, gemäßigte und polare, mehrminder scharf voneinander abtrennen zu können. Daß dies nicht möglich ist, ist hauptsächlich den großen Strömungen zuzuschreiben. Die „Lungen des Meeres", wie man sie auch genannt hat, atmen nämlich nicht nur in den verschiedenen Jahreszeiten, sondern auch in verschiedenen Jahren recht verschieden stark. So kann der Golfstrom bisweilen, in sog. „guten Eisjahren", sich noch weit im Polarmeer bemerkbar machen und sein Plankton in hohe Breiten führen. Eine solche Periode der stärkeren Ausbreitung des warmen Wassers hatten z. B. Römer und Schaudinn im Jahre 1898 im nördlichen Eismeer Gelegenheit zu beobachten, während im Jahre 1889, als Kükenthal und Walter auf ihrer Bremer-Expedition Spitzbergen bereisten, der Polarstrom Sieger war und den Golfstrom nach Süden drängte.

An der Ostküste Japans konnte Doflein feststellen, daß einzelne echte, neritische Tropentiere noch weit im Norden vorkommen. Dabei können zweierlei Möglichkeiten realisiert werden. „Entweder die eingewanderten Larven finden im japanischen Küstengebiet Meerestemperaturen und sonstige bionomische Verhältnisse, welche ihnen ermöglichen, heranzuwachsen, geschlechtsreif zu werden und sich erfolgreich fortzupflanzen; oder sie wachsen zwar heran, gelangen aber in dem nördlichen Gebiet niemals zur Fortpflanzung, so daß ihr Vorkommen nur durch den jährlich wiederholten Import durch den Kuroshio gesichert wird" (Doflein).

Digitized by Google

In welch hohem Grade die Ausbreitung des Küstenplanktons von der Jahreszeit abhängig ist, geht sehr deutlich aus den Untersuchungen Grans über die arktischen Diatomeen hervor.

Nach Gran lassen sich unter den 59 neritischen Arten unterscheiden:

1. arktisch-neritische Arten, 15 an der Zahl, die im Polarmeer heimisch sind und außerhalb desselben nie oder nur sehr selten gefunden werden. Diese Formen sind in irgendeiner Weise vom Eise abhängig. Außerhalb des Polarmeeres (norweg. Küste, Ostsee) treten sie nur im Winter auf (Februar—April). Auch im Polarmeere sind sie oft auf die Frühlingsmonate beschränkt (Mai—Juni);

2. arktisch-boreale-neritische Arten; es sind ihrer 13, die im Polarmeer heimisch sind, aber auch in temperierten Küstenmeeren in großen Mengen vorkommen. Die absolute Südgrenze für die meisten dieser Formen ist etwa bei 45° n. B.; sie sind z. T. Charakterformen des Frühlingsplanktons der Nordsee;

3. boreal-neritische Arten, die artenreichste Gruppe zugleich (23 Arten), die ihr Hauptgebiet außerhalb des Polarmeeres haben, aber doch an gewissen Lokalitäten innerhalb des Polarkreises wahrscheinlich wirklich heimisch sind. Sie schweben hier aber nur in den wärmsten Sommer- und Herbstmonaten und meist in Küstennähe;

4. temperiert-atlantische-neritische Arten, im ganzen 8 Arten; sie sind im Polargebiet kaum heimisch und werden dahin nur gelegentlich durch Strömungen eingeschleppt.

Leider können wir diesen sorgfältigen Beobachtungen des ausgezeichneten, nordischen Planktologen nichts Ähnliches bzgl. der Verbreitung des Küstenplanktons im Pazifik an die Seite stellen, wenn es auch nicht an wertvollen Vorarbeiten aus jüngster Zeit von seiten nordamerikanischer und japanischer Forscher (Kofoid, Nishikawa und Okamura) fehlt.

Der Umstand, daß sich genauere Daten gegenwärtig fast ausschließlich auf den Nordatlantik beziehen, erschwert auch die Beantwortung einer weiteren Frage, die wir uns noch vorzulegen haben, ob die Ost- und Westküsten der Kontinente ein spezifisch verschiedenes Küstenplankton beherbergen oder nicht. Vom Atlantik wissen wir ja, daß er nicht breit genug ist, um eine wirksame Barriere für solche Formen zu bilden, deren Larven einen lange dauernden planktonischen Transport ertragen können. Gardiner verdanken wir, wie schon erwähnt (S. 269), diesbezüglich einige wertvolle Daten. Nach ihm genügt eine etwa 25—30tägige Schwärmzeit, wie sie vielen Krebslarven zukommt, um alle Erhebungen im Atlantischen und Indischen Ozean mit den betreffenden Krebsformen bevölkern zu können.

Digitized by Google

Wo sich dennoch Verschiedenheiten der Litoralfauna bzw. des Küstenplanktons, wie an der ostamerikanischen und westafrikanischen Küste des Atlantik feststellen lassen, mögen sie sich vielleicht aus dem Mangel einer entsprechenden Fazies erklären lassen. So vermutet auch Doflein, daß die pazifisch-boreale Fauna an der asiatischen Küste infolge der reicheren Gestaltung der Küste und der größeren Mannigfaltigkeit der physikalischen Bedingungen einen größeren Formenreichtum entwickelt als an der gegenüberliegenden, amerikanischen Küste.

Wesentlich anders verhält sich ohne Zweifel das Küstenplankton auf der südlichen Hemisphäre, wo es, wie wir bereits früher bemerkten, dem ozeanischen Plankton gegenüber in den Hintergrund tritt. Nach Karsten zeigt das neritische Phytoplankton des Ostatlantik mit dem des Indik große Übereinstimmung.

Über die Ausbreitung des antarktischen Küstenplanktons werden uns wohl die Sammlungen der letzten antarktischen Expeditionen bald Aufschluß geben.

Wenn wir nun eine Übersicht der geographischen Gebiete des Küstenplanktons zu entwerfen versuchen, so kann diese füglich heute nur im Anschluß an die von Ortmann gelieferte Einteilung des litoralen Lebensbezirkes gegeben werden und so wie diese nur als eine provisorische gelten.

Übersicht der geographischen Verteilung des Küstenplanktons.

1. arktische Region	a) arktisch-zirkumpolare Subregion b) atlantisch-boreale „ c) pazifisch-boreale „
2. tropische Region	a) indo-pazifische Subregion b) westamerikanische „ c) ostamerikanische „ d) westafrikanische (u. mediterrane) Subregion
3. antarktische Region	a) antarktisch-zirkumpolare Subregion b) südamerikanische „ c) südafrikanische „ d) südaustralisch-neuseeländische Subregion.

Es wird nach den einleitenden bionomischen Bemerkungen dieses Kapitels nicht schwer fallen, auch für das Hochseeplankton natürliche, d. h. aus den da und dort verschiedenen Existenzbedingungen sich ergebende, geographische Regionen aufzustellen.

Zugleich werden aber auch die Unterschiede sich leicht feststellen

Digitized by Google

lassen, die sich zwischen den Abgrenzungen des Küstenplanktons und denen des Hochseeplanktons ergeben.

Die Kontinente, an deren Küsten das neritische Plankton in seiner Ausbreitung gebunden ist, werden beim Hochseeplankton als trennende Barrieren noch mehr an Bedeutung verlieren, dafür werden in um so höherem Maße die Meeresströmungen für die geographische Verbreitung des ozeanischen Planktons an Wert gewinnen, worauf wir schon an anderer Stelle aufmerksam machten.

Ein Blick auf die Stromkarte (Fig. 157, S. 501) wird jetzt genügen, um die geographischen Regionen des Hochseeplanktons zu konstruieren, wenn wir uns dabei an die Auseinandersetzungen über die Anpassungserscheinungen des Haliplanktons an die Temperaturverhältnisse und den Salzgehalt des Meeres erinnern.

Eine artenreiche, vielfach bizarr gestaltete, stenotherme und stenohaline Warmwasser-Planktonwelt wird den äquatorialen Doppelzirkelstrom bevölkern, der im Atlantik und Pazifik von den Außenrändern der nördlichen und südlichen Passat-Triften (bzw. Äquatorialströmungen) und den ostwärts laufenden Gegenströmen (Äquatorial-Gegenstrom und Guineastrom) gebildet wird. Ähnlich liegen die Verhältnisse im Indik (Monsun-Trift, Passat-Trift, Indische Gegenströmung).

An die äquatorialen Stromzirkel schließen sich als Übergangsgebiet die nördlichen und südlichen gemäßigten Stromzirkel an mit ihren zentralen, stromlosen, gleichmäßig durchwärmten Halostasen, während die Zirkelströme selbst, ihrem Vordringen in höhere Breiten entsprechend und wohl auch wegen der Vermischung mit kaltem Polarwasser, in ihrem Verlaufe erst warmes Wasser, später auch laues und (auf der südlichen Hemisphäre) sogar kühles Wasser führen. Diese gemäßigten Stromzirkel sind die Heimat einer an Temperaturschwankungen angepaßten, eurythermen Planktonwelt.

Die eigenartige Verteilung der Kontinente auf unserer Erde, ihr Zusammendrängen auf der nördlichen Halbkugel, führt zur Ausbildung weiterer kühler Zirkelströme, so z. B. im Nordatlantik im norwegischen Nordmeer, dessen Halostase sich auch biologisch definieren läßt. Sie leiten hinüber zu den kalten Polarströmen, in denen stenotherme Kaltwasserformen beheimatet sind. — Auf der südlichen Hemisphäre verläuft, wie es scheint, die Zone der eurythermen Kaltwasserformen zirkumpolar, parallel der Westwind-Trift.

Wenn wir im folgenden die Ausbreitung einiger Planktontypen hauptsächlich im Nordatlantik, dem einzigen diesbezüglich genauer erforschten Meere, verfolgen, werden wir wahrnehmen, wie eng die einzelnen Planktonten in ihrer Ausbreitung an die ihnen zusagenden

Digitized by Google

Lebensbedingungen gebunden sind; ja es wird uns sogar nicht schwer fallen, bei der universellen Verbreitung des ozeanischen Planktons in den Zonen gleicher Existenzbedingungen aller Meere auch in noch ungenügend erforschten Meeren die Verbreitungsgrenzen einzelner Formen mit ziemlicher Sicherheit vorherzusagen, sofern uns nur die spezifischen Lebensgewohnheiten der Planktonten und die physikalisch-chemischen Verhältnisse der betreffenden Meere bekannt sind.

Damit soll allerdings nicht gesagt sein, daß verschiedene Meere in gleichen Breiten ein vollkommen identisches Plankton besitzen.

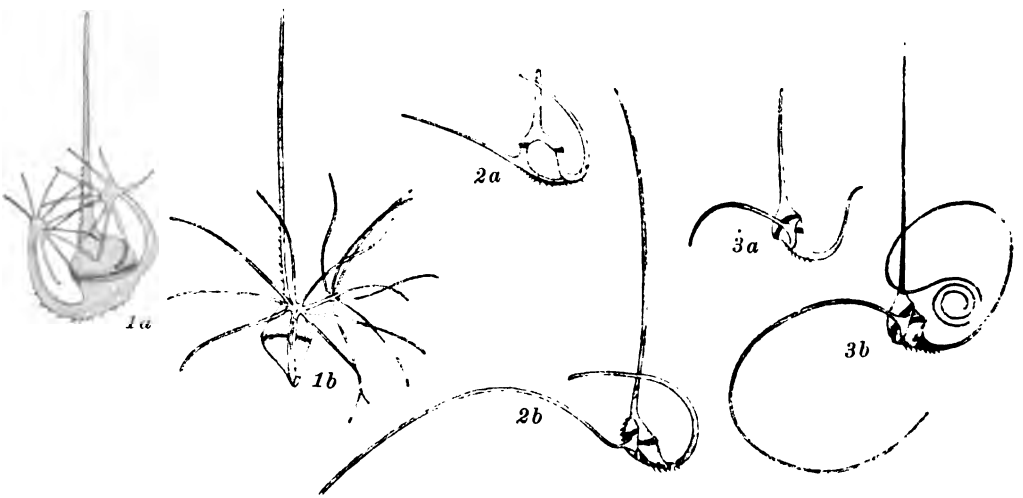


Fig. 230. Drei *Ceratien*-Arten aus dem östlichen Atlantik *a* und Indik *b*. (Nach Karsten.)

1a, 1b Ceratium palmatum; 2a 2b Ceratium reticulatum var. contorta; 3a 3b Ceratium reticulatum var. spiralis.

So ist z. B. die Reichhaltigkeit des Phytoplanktons im Indik größer als im (östlichen) Süd-Atlantik. Im Indik ist die Neigung vorhanden, den Formwiderstand ganz außergewöhnlich zu steigern: der Schwebe-rand von *Planktoniella sol* (Fig. 100, S. 194) wird im Indik breiter, die einzelnen „Finger" bei *Ceratium palmatum* (Fig. 230, 1) sind im Indik fast $^2/_3$ länger als im Atlantik, die kaum angedeutete, kleine Krümmung an *Ceratium reticulatum var. spiralis* Kofoid (Fig. 230, 3) des atlantischen Meeres ist bei dem indischen Exemplar zu einer langen Spirale ausgewachsen. Die Ursache dieser „Weiterver-größerung" der indischen Phytoplanktonten ist in der physikalisch-chemischen Beschaffenheit des Meerwassers zu suchen. Die Dichte des Oberflächenwassers beträgt im tropischen Atlantik etwa 1,023, im

Digitized by Google

Indik etwas weniger: 1,022 bis 1,021. „Diese anscheinend geringfügige Differenz der Wasserdichte in der dritten Dezimalstelle ist der einzig ausfindig zu machende Grund für die Habitusdifferenzen des tropischen atlantischen und tropischen indischen Phytoplanktons.

Für die damit im Zusammenhang stehende Tatsache der längeren Lebensdauer der Individuen resp. der Zellgenerationen, wie sie in der fortdauernden Verlängerung der *Ceratium*-Hörner, in der Verbreiterung der *Planktoniella*-Flügel zum Ausdruck gelangte, wird nur die größere Konstanz der Lebensbedingungen im Indischen Ozean verantwortlich gemacht werden dürfen. Es fehlen hier die scharfen Temperatur-, Salinitäts- und Dichtewechsel, wie sie im ostatlantischen Ozean so häufig sind" (Karsten).

a *b*

Fig. 231. *Trichodesmium thiebauti Gom.* (Nach Wille.)

Über die geographische Verbreitung der Planktonbakterien liegen erst spärliche Daten vor; jedenfalls sind Bakterien auf der Hochsee weit seltener als in Küstennähe.

Aus den Untersuchungen Fischers scheint mit Sicherheit hervorzugehen, daß das Verbreitungszentrum der Hochseebakterien in den warmen Meeren zu suchen ist, denn besonders hohe Werte wurden nur auf Breiten unter 50° gefunden, während in höheren Breiten (etwa auf der Strecke Schottland—Grönland—Neufundland) durchwegs ein Keimgehalt unter 100 angetroffen wurde. „Von etwa 50° n. B. bis gegen 4° s. B. finden sich diese höheren Werte auf den verschiedensten Breiten, ohne daß etwa eine bestimmte Breite durch besonders häufiges Vorkommen eines hohen Keimgehaltes ausgezeichnet wäre." Beziehungen zwischen Keimgehalt und Strömungen bestehen insofern, als sich hohe Werte auffallend oft an den Rändern eines Strömungsgebietes bzw. auf der Grenze zweier Strömungen finden. So wurde während der Plankton-Expedition als höchster Keimgehalt 28000 an der Grenze zwischen dem Antillenstrom und der Sargassosee getroffen. Die Ursachen hierfür sind leicht einzusehen:

1. An den Stromrändern sammeln sich gerne treibende Massen toten organischen Materials an.

2. Die Stromgeschwindigkeit ist an den Rändern vermindert.

3. Durch die Stromkabbelungen[1]) am Rande des Stromes werden größere Bakterienmengen aus der Tiefe an die Oberfläche gebracht.

1) Treffen zwei Strömungen nicht direkt aufeinander, sondern fließen sie nebeneinander in entgegengesetzter Richtung, so muß durch Reibung ein ruhender Wasserstreifen zwischen ihnen zustande kommen, der unter dem Namen Stromkabbelung bekannt ist (Apstein).

Digitized by Google

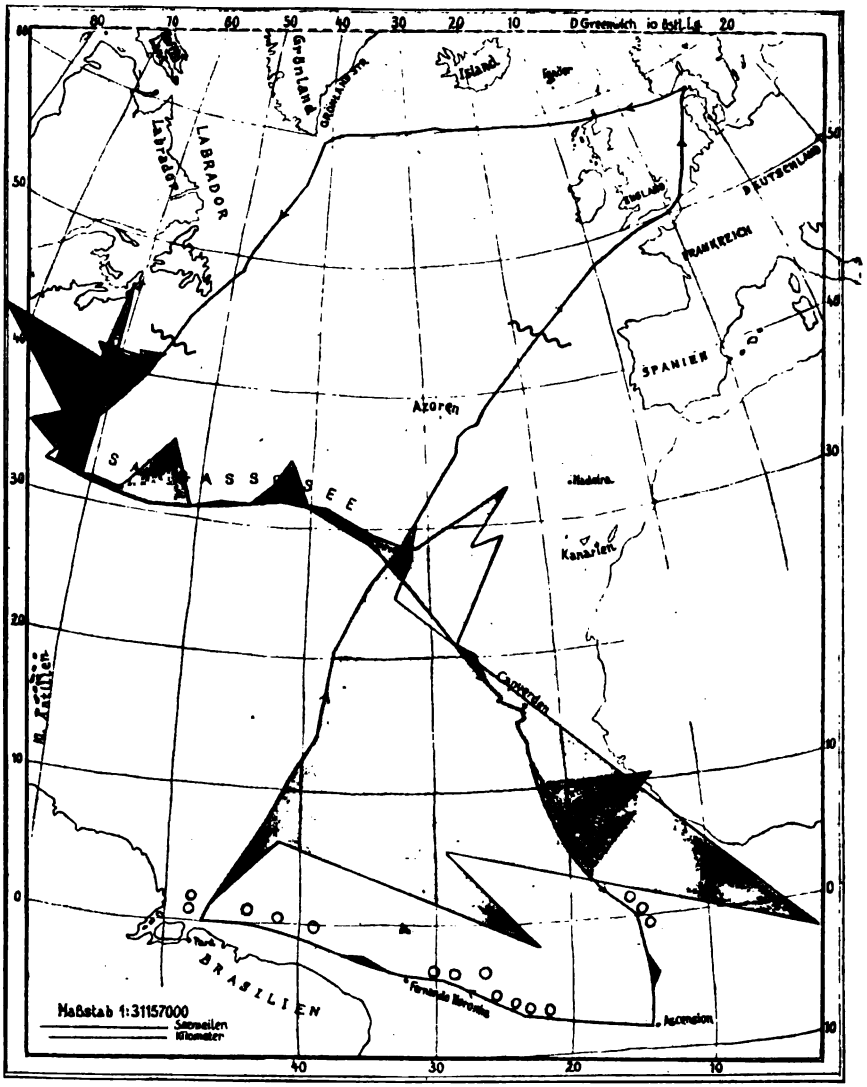


Fig. 232. Quantitative Verbreitung von *Trichodesmium*-Arten in Bündeln *(T. thiebauti Gom. pro parte maxima)*. (Nach Wille.)

..... Nordgrenze des Vorkommens von Schizophyceen während der Plankton-Expedition.
o o o Zahl der Kolonien zu klein für den Maßstab.

Von größter Bedeutung für die Verbreitung der Bakterien ist die Temperatur, und wir werden auch unter ihnen eurytherme und stenotherme Formen zu unterscheiden haben. So scheint *Micro-*

Digitized by Google

spira caraibica (Fischer) nur in den tropischen Meeren vorzukommen, während *Bacillus diaphanus*, der in weiten Temperaturgrenzen gedeiht, auch ein entsprechend ausgedehntes Verbreitungsgebiet hat (Kattegat, Belt, Nordsee, engl. Kanal, West- und Ostgrönlandstrom, Sargassosee, Golf von Florida, Labrador-, Kanarien-, Südäquatorial-, Guineastrom).

Sonst ist nur noch von Sproßpilzen (Saccharomyceten) bekannt, daß sie selbst in weiter Entfernung von der Küste noch vorkommen und höhere Breiten zu bevorzugen scheinen.

Weit genauer sind wir durch Willes Untersuchungen über die Verbreitung der Schizophyceen unterrichtet. „In den rein arktischen und antarktischen Meeren dürfte kaum eine einzige dort beheimatete echte Planktonschizophycee gefunden werden;" in den gemäßigten Meeren sind es besonders die (überdies neritischen!) Nostocaceen (*Aphanizomenon*- und *Nodularia*-Arten), welche die Hauptmasse des Schizophyceenplanktons ausmachen (Fig. 35, 36, S. 91).

Fig. 233. *Katagnymene spiralis Lemmermann forma capitata (West)*. (Nach Wille.) Teil einer Gallerthülle, den verschlungenen Lauf des Fadens zeigend.

In den warmen Meeren sind es Oscillariaceen (*Trichodesmium*- und *Katagnymene*-Arten), die quantitativ dominieren und hier wieder vorzüglich in den äquatorialen Strömungen zur vollen Entfaltung kommen. Ausschlaggebend für die Gattung *Trichodesmium* ist *T. thiebauti* (Fig. 231), von dem die Plankton-Expedition ein Maximum im Nordäquatorial und recht erhebliche Mengen im südlichen Teil des Golfstromes konstatieren konnte (Karte Fig. 232).

Wo kühleres Wasser strömt (Kanarienstrom in den Nordäquatorial- und Benguelastrom in den Guineastrom), sinken die Zahlen rasch.

Auffallend arm sind der Südäquatorialstrom und die Sargassosee, doch kommt es in der letzteren zu wohl nur vorübergehenden, schwarmähnlichen Ansammlungen.

Recht eigenartig ist die Verbreitung zweier *Katagnymene*-Arten (Fig. Karte 234). *K. spiralis* Lemm. *forma capitata* (West) (Fig. 233) ist im Atlantik scheinbar vom 10° s. B. bis zum 40° n. B. und zwar in großen Mengen im Westen verbreitet.

Digitized by Google

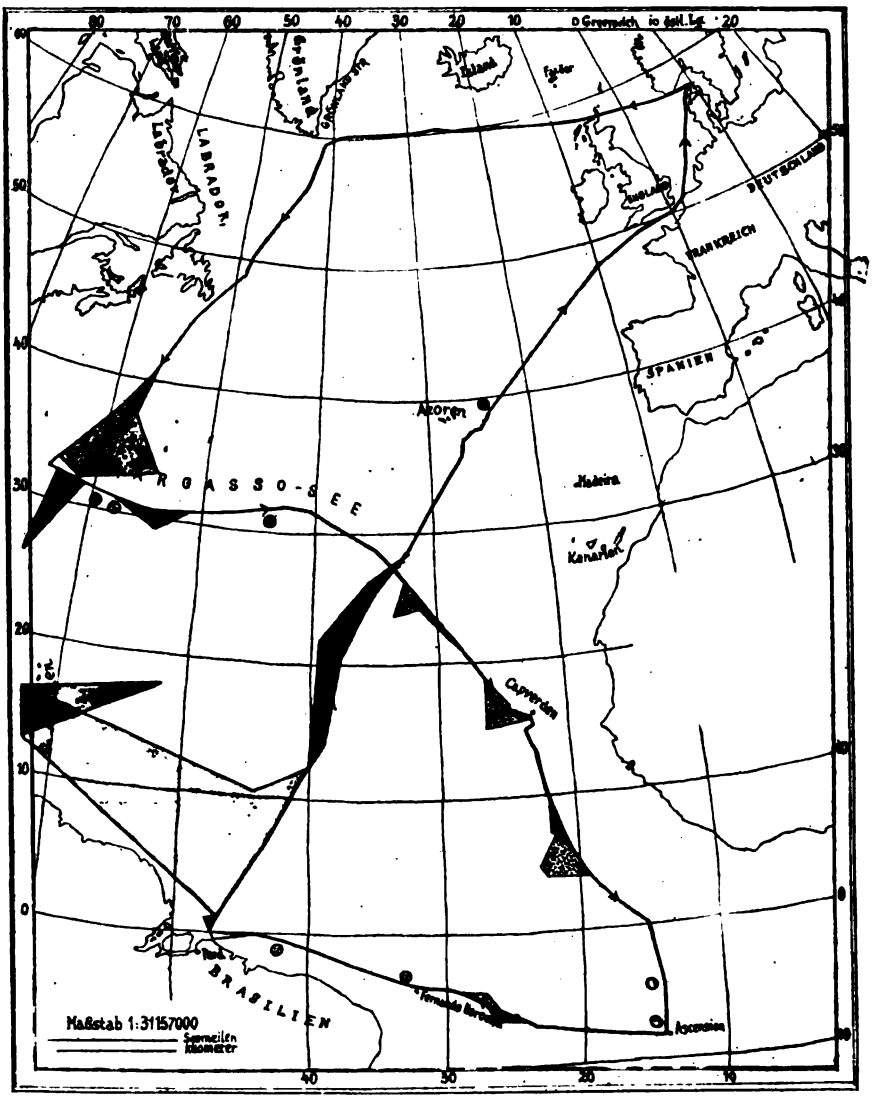


Fig. 234. Quantitative Verbreitung einiger Schizophyceen. (Nach Wille.)
Katagnymene pelagica Lemm. forma minor Wille (punktiert); *Katagnymene spiralis Lemm. forma capitata Wille* - (getont).

K. pelagica Lemm. *forma minor* Wille dagegen hat etwas südlichere (vom 10° s. B. bis 31° n. B.) und östlichere Verbreitung[1]),

1) s. darüber auch S. 263!

Digitized by Google

ist aber quantitativ seltener als die vorigen beiden Arten. Nach Wille betragen die Maxima von

Trichodesmium thiebauti 2946 Bündel, jedes aus einer Anzahl von Fäden bestehend,

Katagnymene spiralis . . 1140 Individuen,

„ *pelagica* . . 94 „

Wir haben somit gesehen, daß die Schizophyceen und speziell die Trichodesmien hauptsächlich im Warmwasser der äquatorialen Zone vorkommen. Schon im Jahre 1897 machte Cleve die Beobachtung, daß die verschiedenen Meeresteile auch ihre verschiedenen Planktongenossenschaften haben, deren jede sich durch besondere „Leitformen"[1]) charakterisieren lasse. Für sein tropisches „Desmoplankton" nun, das in seiner Ausbreitung an Wasser von 19—27 (bzw. 20—28)° Wärme und einen Salzgehalt von ca. 36‰ gebunden ist, nimmt Cleve unsere Schizophyceen als Leitformen an, denen gegenüber die Diatomeen in den Hintergrund treten.

Die Diatomeen dagegen gelangen in den kühleren Meeren zur üppigsten Entfaltung, und daher wurden sie (neben einigen Peridineen) auch hier vorzüglich von Cleve, Aurivillius und Ostenfeld zur Charakterisierung biogeographischer Regionen herangezogen.

So spricht Cleve in seiner letzten großen Arbeit, abgesehen von

1) Nach Schütt lassen sich unterscheiden:

1. Leitpflanzen, das sind solche, die nur in einem bestimmten Gebiet vorkommen.
2. Charakterpflanzen, die für ein Gebiet charakteristisch sind, ihm ein gewisses Gepräge verleihen, aber auch in anderen Gebieten vorkommen können.
3. Lokalformen, das sind Charakterpflanzen enger begrenzter Gebiete, namentlich der Küste.
4. Massenformen, die ein „monotones Plankton" bilden.
5. Zahlenformen, „wenn nicht eine einzige Form, sondern wenn zugleich mehrere an einer Stelle in großen Mengen zur Entwicklung kommen, oder wenn die in großen Mengen entwickelte Form im Verhältnis zu den anderen so klein ist, daß sie trotz ihrer überlegenen Zahl der ganzen Flora doch ihren Stempel nicht aufzudrücken vermag und sogar hinter weniger zahlreichen zurücktritt", oft dem nicht zählenden Beobachter gar nicht auffüllt.
6. Begleitformen sind Begleiter der Massenformen, treten bei der dominierenden Stellung der letzteren etwas in den Hintergrund.
7. Vikariierende Formen, die sich in verschiedenen „Florenreichen" vertreten.
8. Korrespondierende Formen, wenn die Vertretung keine vollkommene ist; sie vertreten sich nicht im Vorkommen, sondern nur in der Häufigkeit des Vorkommens.

Digitized by Google

dem schon erwähnten Desmoplankton, von einem nördlichen Trichoplankton (*Thalassiothrix longissima, Rhizosolenia semispina* und *Chaetoceras atlanticum*) und von einem temperiert-atlantischen Styli-Plankton, mit *Rhizosolenia styliformis* als Leitform.

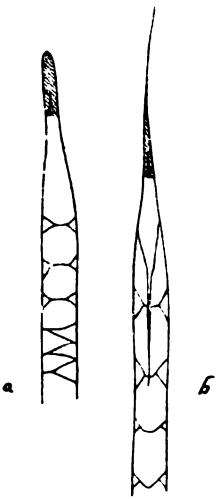


Fig. 235. *Rhizosolenia hebetata (Bail).* (Nach Gran.) *a f. hiemalis Gran; b f. semispina (Hensen).*

Noch weitere solcher „Planktontypen" stellte Ostenfeld auf, während gleichzeitig Hjord und Gran davor warnten, aus der Verbreitung der Typen schlechtweg auf den Verlauf der Meeresströmungen zu schließen. Tatsächlich erkannte man später immer deutlicher, daß die Plankton-Diatomeen als „Leitorganismen" für Meeresströmungen nicht so gut verwendbar seien, wie man früher geglaubt, als Cleve seine Planktontypen nach den Diatomeen benannte und Vanhöffen die allgemeine Regel aufstellte, daß Reichtum an Diatomeen ein sicheres Merkmal der arktischen Strömungen sei. In vielen Fällen mag ja diese Regel erfüllt werden, und besonders ist es richtig, daß, wie Vanhöffen bemerkt, die relativ geringe Zahl (von Arten und Individuen) der Peridineen, der Konkurrenten der Diatomeen, für die polaren Strömungen charakteristisch ist. Aber andererseits können doch auch die Diatomeen sich in reinen oder nur wenig gemischten atlantischen Wasserschichten gewaltig vermehren, wie es namentlich im Mai in der Faröer-Shetland-Rinne auffällig ist, wo dichte

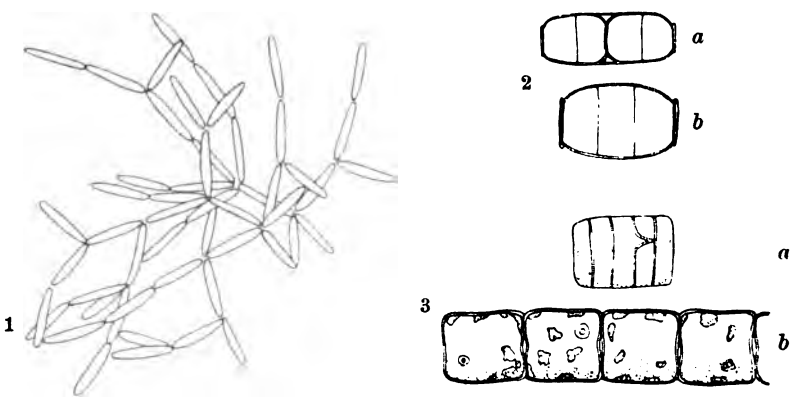


Fig. 236. Arktisch-neritische Diatomeen als Leitformen polarer Ströme.
1 Nitzschia frigida Grun. (n. Gran); *2 a b Melosira hyperborea (Grun.)* (nach Van Heurck aus Gran); *3 a b Bacterosira fragilis (Gran)* (nach Gran), *a* Zelle geglüht, *b* Kette mit Zelliuhalt.

Digitized by Google

Wolken von *Chaetoceras decipiens* u. a. gerade das Wasser mit dem höchsten Salzgehalt charakterisieren. Von den ozeanischen Diatomeen gibt es keine Art, die so entschieden arktisch ist, daß sie als sichere Leitform der polaren Strömungen gelten kann. Am meisten Bedeutung käme diesbezüglich noch *Chaetoceras criophilum* (Fig. 237) und *Rhizosolenia hebetata* (Fig. 235) zu, wenn sie in größeren Mengen auftreten. Weit besser eignen sich arktisch-neritische Formen (Fig. 236), wie *Nitzschia frigida, Melosira hyperborea, Bacterosira fragilis* usw. Wenn sie im offenen Meer gefunden werden, kann man entschieden auf den Einfluß polarer Strömungen schließen, die Oberflächenwasser von der Eiskante oder von den arktischen Küsten mitführen. Ihr Auftreten ist aber so unregelmäßig, daß negative Schlüsse nicht zulässig sind. (Gran.)

Wenn somit die ozeanischen Diatomeen auch als charakteristische Bestandteile des polaren, arktischen wie antarktischen Planktons imponieren, und die kalten Gewässer des äußersten Nordens und Südens ihre Hauptheimat sind (Schütt), liegt doch das Verbreitungszentrum keiner einzigen Art in dem eigentlichen eiskalten Polarmeere, trotzdem, wie erwähnt, mehrere dieser Formen Charakterformen des arktischen Sommerplanktons sind; im eisbedeckten, tiefen Polarmeere sind sie nach Nansens Untersuchungen selbst im Sommer zwischen den Eisschollen nicht vorhanden, die größten Mengen findet man vielmehr in den Grenzgebieten zwischen arktischen und atlantischen Strömungen. Diese Grenzgebiete können wir als die Verbreitungszentren vieler Arten bezeichnen.

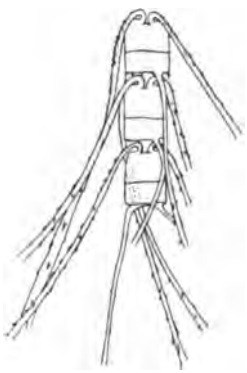


Fig. 237. *Chaetoceras criophilum Castr.*, als Charakterform des arktischen und antarktischen Diatomeenplanktons. (Nach Gran.)

Wir werden deshalb mit Gran unter den Diatomeen der nördlichen Polarmeere zu unterscheiden haben:

1. Subantarktisch-ozeanische Arten. Einige dieser (im ganzen 17) Arten sind in eiskaltem Wasser sehr häufig zu finden, andere sehr empfindliche Formen, die nur an solchen Stellen angetroffen werden, denen viel atlantisches Wasser beigemischt ist. Viele dieser Arten haben eine weite Verbreitung, die meisten sind auch in der Nordsee heimisch.

2. Atlantisch-ozeanische Gäste, nur 4 Arten umfassend, die nur gelegentlich in höheren Breiten vorkommen.

So wie in der Arktis fallen auch in dem antarktischen Phyto-

Digitized by Google

plankton die Diatomeen durch ihre Massenhaftigkeit auf, die hier meist durch *Chaetoceras*-Arten (*criophilum*, Fig. 237 u. a.) bedingt ist. Daneben ist noch (Fig. 238) *Thalassiothrix antarctica* zu nennen, der sich *Synedra spathulata* anreiht. Kaum minder verbreitet sind die Rhizosolenien. *R. semispina* ist bipolar, während *Dactyliosolen laevis* als typisch antarktisch gilt. Von 31 bipolaren Arten kommen alle bis auf 5 auch im dazwischenliegenden Warmwasser vor. Als wesentlicher Charakter des rein antarktischen Phytoplanktons kann nach Karsten neben seiner Massenhaftigkeit eine überaus große Gleichförmigkeit hervorgehoben werden, die wohl hauptsächlich auf das Fehlen stärkerer Meeresströmungen südlich des Mischwassergebietes zurückgeführt werden muß.

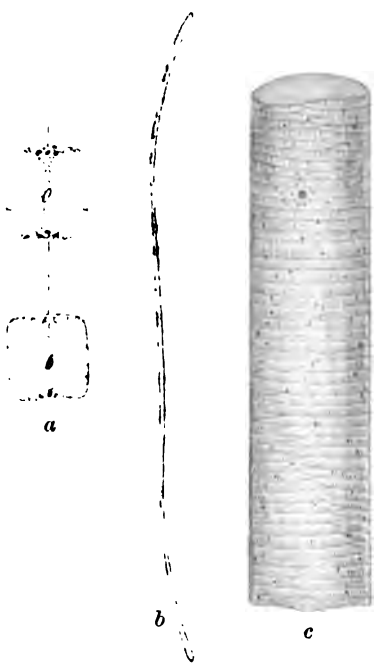


Fig. 238.
Typen antarktischer Diatomeen.
(Nach Karsten.)
a Thalassiothrix antarctica Schimper; b Synedra spathulata Schimper; c Dactyliosolen laevis Karsten.

In den arktischen Mischgebieten liegen, wie erwähnt, die Maxima der Diatomeen-Produktion. Schon während der „Norske-Nordhavs-Expedition" in den Jahren 1876—78 war es Sars aufgefallen, daß der hauptsächlich aus Diatomeen bestehende „Meerschleim namentlich an der Grenze des Polarstromes, wo also das kalte Polarwasser dem wärmeren atlantischen Wasser begegnet, in der größten Menge auftritt", und gleich große Ansammlungen fand später Schütt in der Irminger See, d. h. dem östlichen, westgrönländischen oder nordwestlichen Golfstrom-Mischgebiet. In der Antarktis ist die Volumsteigerung nicht so groß, wohl deswegen, weil hier nicht wie in der Arktis zwei Meeresströmungen aneinander vorübergleiten, die einen mehr oder minder breiten Streifen ruhigen Wassers zwischen sich lassen (Stromkabbelung) oder wie in den Ausläufern des Golfstromes gleichsinnig neben dem Polarstrom hinfließen, sondern weil hier durch direktes Aufeinandertreffen der eine, warme Strom zur Auflösung gebracht wird.

Gleichmäßig zeigt sich jedenfalls an beiden Polen das starke Überwiegen der ozeanischen Phytoplanktonmengen im kalten Wasser

Digitized by Google

gegenüber dem ärmeren Warmwasser. Damit stimmt auch die vielfach bestätigte Beobachtung der geringen Individuenzahl in der Diatomeenflora des Tropengürtels und der subtropischen Meere. Allerdings wird auch hier zeitweilig ein massenhaftes, monotones Diatomeenplankton beobachtet (Schröder), allein es scheint sich dabei hauptsächlich um Massenansammlungen neritischer Formen in Küstennähe zu handeln.

Um so bemerkenswerter ist der große Artenreichtum der Warmwasser-Diatomeen (Fig. 239). Als Leitpflanzen dürften *Antelminellia gigas, Planktoniella sol* und *Gossleriella tropica* zu verwerten sein.

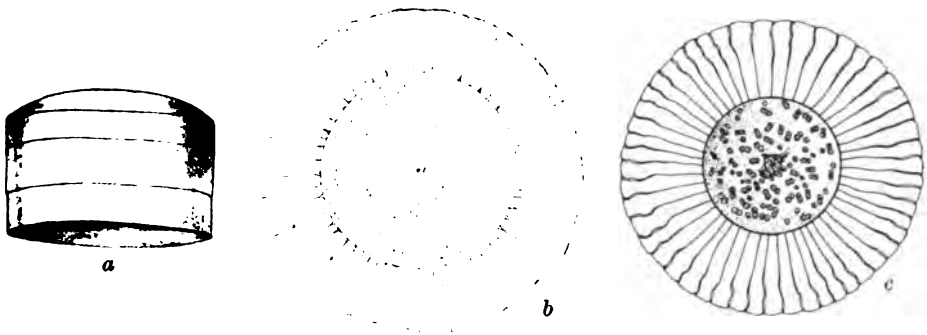


Fig. 239. Typen von Warmwasserdiatomeen. (Nach Schütt.)
a Antelminellia gigas (Castr.) Schütt; b Planktoniella sol (Wallich); c Gossleriella tropica Schütt.

In welchem Maße die einzelnen warmen Strömungen ihre spezifischen Diatomeenarten führen, werden wohl künftige Untersuchungen ergeben. Schütt vermutet, daß auch die Grenzgebiete, wo kalte und warme Strömungen aneinander vorbeifließen, ihre besonderen Charakterformen haben.

Ferner ist zu beachten, „daß manche Arten, die auch im Kaltwassergebiet vorzukommen pflegen, im warmen Wasser gewisse Abweichungen zeigen, die sie als Warmwasserformen charakterisieren, so Arten der Gattung *Eucampia, Climacodium, Rhizosolenia*“ (Schröder). Schärfer noch tritt das luxurierende Wachstum der Warmwasserformen bei den Peridiniaceen auf, denen wir uns nun zuwenden wollen.

Die Peridineen gehören im Gegensatze zu den Diatomeen hauptsächlich den wärmeren Meeren an und sind somit in gewissem Sinne geradezu Antagonisten der Diatomeen.

In Planktonproben aus den Warmmeeren fällt auf, „daß entweder die Peridineen vorherrschen und die Bacillariaceen gegen sie weit zurücktreten oder umgekehrt.“ (Schröder.)

Digitized by Google

Ähnliche biologische Unterschiede finden sich im norwegischen Nordmeer, und Gran glaubt diesen Tatsachen folgende Deutung geben zu können.

Die Vermehrung der Peridineen ist innerhalb des eben genannten Gebietes annähernd proportional mit der Gesamtwirkung von Licht und Wärme.

Die Vermehrung der Diatomeen ist ebenfalls von diesen Faktoren abhängig; sobald aber im Frühling die Intensität des Lichtes für ihre Entwicklung genügt, geht die Vermehrung so schnell vor sich, daß die gelösten Nährstoffe erschöpft werden, und später im Sommer wird nach Liebigs Minimumgesetz[1]) ihre Vermehrung mit der Quantität der im Minimum vorhandenen Nährstoffe proportional.

Der Unterschied nun besteht darin, daß die Peridineen sich hier im Norden niemals so schnell vermehren, daß sie den Vorrat der Nährstoffe erschöpfen, während die Diatomeen sie so schnell verbrauchen, daß sie bald erschöpft werden, wo nicht die Zufuhr eine sehr lebhafte ist.

Fig. 240. *Peridinium antarcticum Schimper.* (Nach Karsten.)

Dieser biologischen Eigentümlichkeit wegen sind die Diatomeen für die kälteren Meere besonders geeignet, wo der Sommer kurz ist und die Zufuhr der gelösten Nährstoffe durch die polaren Strömungen und durch die infolge der großen jährlichen Temperaturschwankungen periodische Ausströmung des Küstenwassers reichlich stattfindet.

In den antarktischen Meeren endlich sind die Diatomeen die fast ausschließlichen Produzenten organischen Materiales; die in der Arktis mit ihnen wetteifernden Peridineen scheiden hier fast völlig aus, die häufigste Art, *Peridinium antarcticum* (Fig. 240), entbehrt der Chromatophoren. Die einzige neben den Diatomeen wenigstens hie und da nicht völlig in den Hintergrund tretende autotrophe Form ist *Phaeocystis antarctica*, ein Flagellat, oder doch nach dem bisher vorliegenden Material wahrscheinlich hier einzurechnen. Die Hauptursache des Zurücktretens der Peridineen erblickt Karsten in der für sie allzu niedrigen Sommertemperatur der Antarktis.

Wir begreifen nun auch, wenn Vanhöffen im Nordatlantik das Massenauftreten der Diatomeen für ein Kennzeichen der kalten, ark-

1) s. S. 43 oben!

Digitized by Google

tischen Wasserschichten hielt, während das Dominieren der Peridineen die wärmeren Strömungen charakterisieren sollte.

Jedenfalls sind die Peridineen als „Leitformen" weit besser zu verwenden als die Diatomeen. Alle gemeineren Arten zeichnen sich dadurch aus, daß sie sehr regelmäßig verteilt sind, so daß man mit einfachen Hilfsmitteln klare Vorstellungen über ihre Verbreitung erhalten kann. Sie haben auch den großen Vorteil, daß sie das ganze Jahr hindurch im Plankton gefunden werden können, obschon selbstverständlich jede Art an jeder Lokalität ein ziemlich genau bestimmtes, jährliches Maximum hat. Gran, dessen Ausführungen wir hier wörtlich gefolgt sind, möchte die ozeanischen Peridineen des norwegischen Nordmeeres in 3 (bzw. 4) biologische Gruppen einteilen, in denen die wichtigsten Arten Leitformen und Charakterformen des nordischen Planktons darstellen.

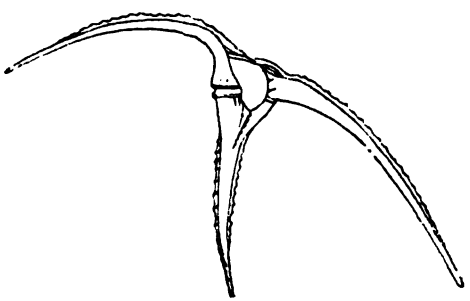


Fig. 241.
Ceratium arcticum (Ehrbg.) Cleve.
(Nach Gran.)

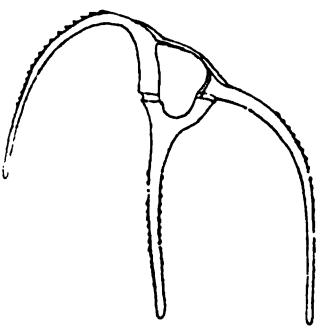


Fig. 242. *Ceratium longipes (Bailey) Gran var. oceanica Ostenfeld.* (Nach Gran.)

Dies wären:

1. Arktische Arten, in zwei Spezies vertreten, davon gehört *Ceratium arcticum* (Fig. 241) „zu den wertvollsten Leitformen des Gebietes".

2. Boreale Arten. Von den 8 Arten ist *Ceratium longipes* (Fig. 242) als Repräsentant dieser Gruppe anzusehen, wenn auch nicht als Leitform zu verwenden, da es im ganzen bezeichneten Gebiet vorkommt. Wohl aber ist weiter südlich, schon bei den Faröer nach Ostenfeld das Auftreten des „Longipes-Planktons" ein sicheres Zeichen der vom Norden kommenden Strömungen.

3. Temperiert-atlantische Arten, 12 an der Zahl; von ihnen ist *Ceratium macroceros* (Fig. 243) Repräsentant „für eine zahlreiche Gruppe, die im norwegischen Nordmeer nur im warmen ostatlantischen Strom vorkommt", während sich *Ceratium horri-*

Digitized by Google

dum (= *intermedium*) (Fig. 244) dadurch auszeichnet, daß es im südwestlichen Teil des Gebietes relativ häufig vorkommt, dagegen an den norwegischen Küsten seltener ist als die anderen Arten. *Ceratium horridum* gehört zu den Leitformen

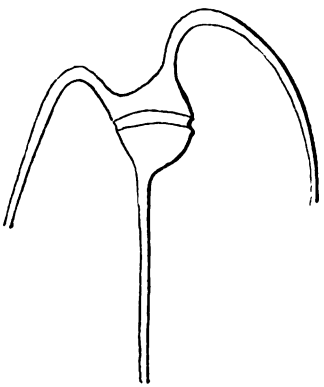


Fig. 243. *Ceratium macroceros (Ehbg.) Cleve.* (Nach Okamura.)

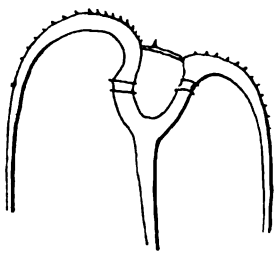


Fig. 244. *Ceratium intermedium (Jörgensen) Jörgensen (= C. horridum Gran).* (Nach Okamura.)

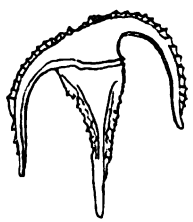


Fig. 245. *Ceratium compressum Gran.* (Nach Gran.)

in Ostenfelds „Scotica-Plankton", das für einen großen Teil des von ihm untersuchten Gebietes zwischen Schottland und Süd-Island im Sommer charakteristisch ist.

4. Atlantische Warmwasserformen, von denen sich aber nur 5 Arten als

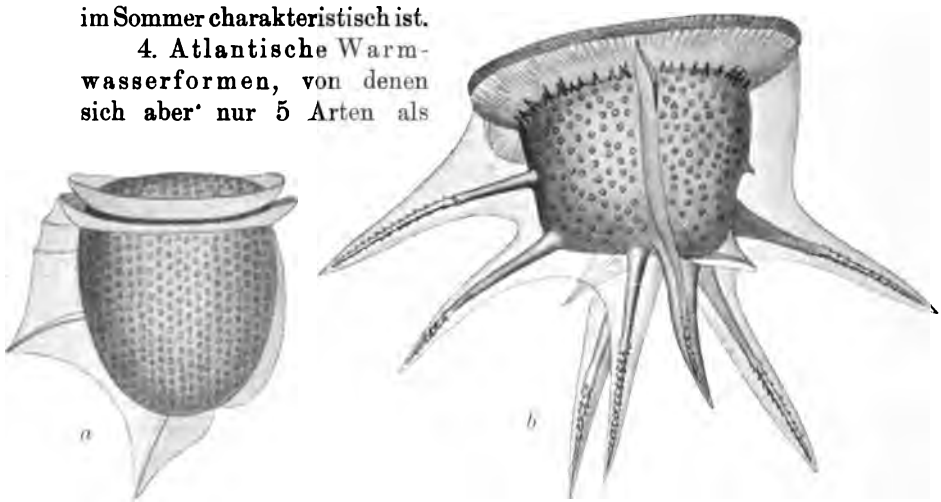


Fig. 246. Warmwasserperidineen. (Nach Karsten.)
a Phalacroma circumsutum Karsten; b Ceratocorys horrida Stein.

seltene Gäste aus dem Süden in die norwegischen Nordmeere verirren. Als Repräsentant dieser Gruppe mag *Ceratium compressum* gelten. (Fig. 245.)

So wie die Diatomeen zeigen auch die Peridineen des tropischen

Digitized by Google

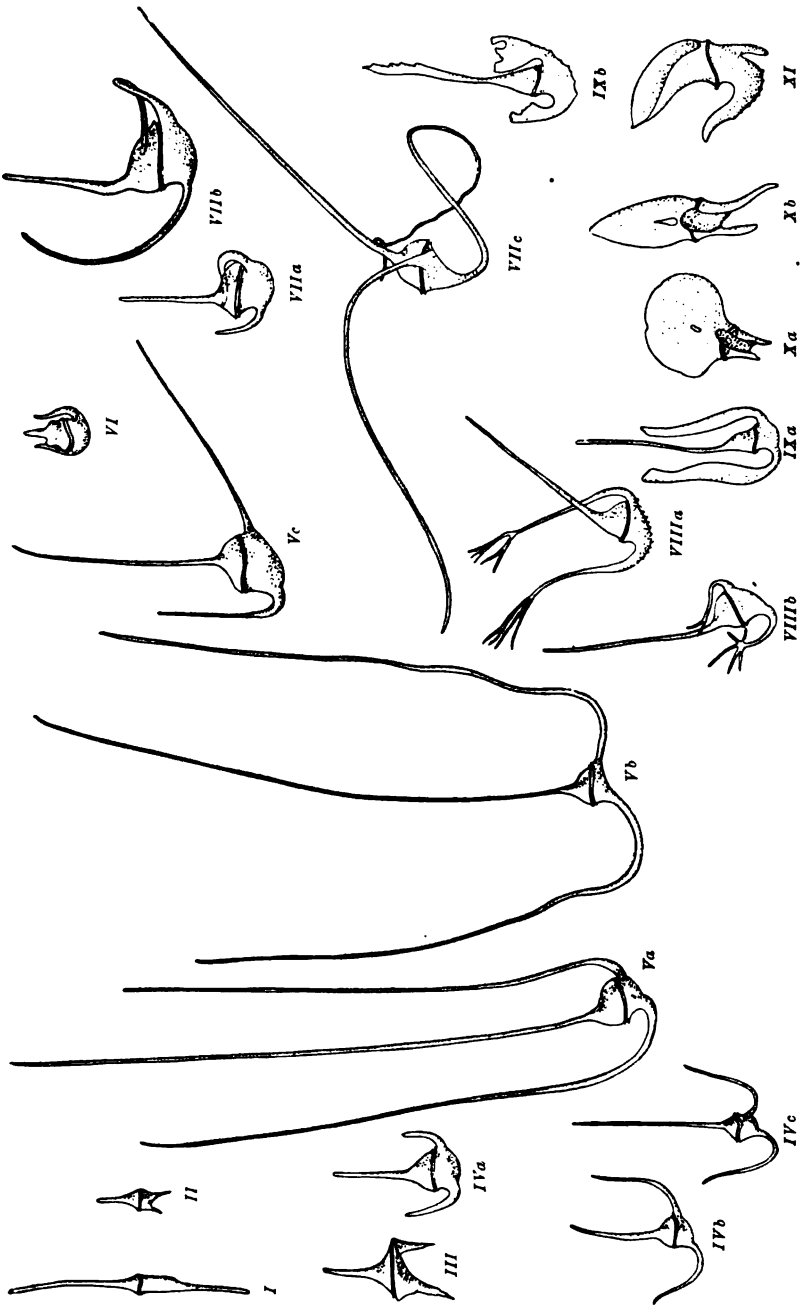


Fig. 247. Atlantische *Ceratium*-Typen. (Nach Schütt.)

Digitized by Google

und subtropischen Gebietes großen Artenreichtum und ein luxurierendes Wachstum.

Die Gattungen *Ornithocercus* (Fig. 107, S. 197), *Histoneis*, *Ceratocorys* (Fig. 246b), *Phalacroma* (Fig. 246a), *Amphisolenia* (Fig. 105, S. 196) mögen als die markantesten Vertreter der Warmwasserformen Erwähnung finden.[1]) Dabei hat es den Anschein, als würde die berühmte Anpassungsfähigkeit gewisser Ceratien es ermöglichen, für einzelne Strömungen oder doch Stromzirkel bestimmte *Ceratium*-Typen aufzustellen. Schütt stellte auf Grund der Untersuchungen der Plankton-Expedition elf solcher Typengruppen auf (Fig. 247) und findet u. a., daß die Typen IVa—IVc nordische sind, namentlich im nordöstlichen Atlantik vorkommen, spärlich aber auch noch im Floridastrom zu finden sind. Die Typen III, V—XI stellen typische Warmwasserformen vor, I und II kommen sowohl im Warm- wie im Kaltwasser vor. Die Ostsee beherbergt hauptsächlich die Formen IVa, IVb. IVc ist weniger konstant, findet sich beim Eintritt in den Ozean. Dabei ist IVa nur im Osten dominierend und wird im Westatlantik (Neufundland) vom Typus IVb verdrängt. Die größte Variation entwickelt *Ceratium* im Floridastrom und in der Sargassosee (Gruppe V—XI). Im reinen Tropenwasser fehlen die typischen NO-atlantischen Formen, z. B. IVa, oder sind doch wenigstens sehr selten. Auffallend ist die Peridineenentfaltung im Mittelmeer, die die größte Übereinstimmung mit der des Floridastromes und — bezeichnender Weise — der Sargassosee aufweist; so ist insbesondere hier wie dort die gleiche Variabilität der Arten von *Ceratium*, (z. B. *tripos* und *fusus*) bekannt worden: „Das Mittelmeer ist ein Appendix des warmen Floridastromes".

Bezüglich ihres Vorkommens in quantitativer Hinsicht liegen noch keine zusammenfassenden Angaben vor. Das Verbreitungszentrum des *Ceratium arcticum* (Fig. 241) sind unzweifelhaft die kälteren, nördlichen und westlichen Teile des Nordatlantik, sein quantitatives Maximum erreicht es in Wasserschichten von reinem arktischen Ursprung, wie sie im ostisländischen Polarstrom und im Meere um die Bäreninsel auftreten. Im wärmsten Teile des nordatlantischen Stromes ist *Ceratium arcticum* mit den anderen Arten nicht mehr konkurrenzfähig und tritt darum hier nur ganz untergeordnet auf. Von da ab nimmt offenbar die Individuenzahl der Peridineen ständig zu, um nach Gran in den temperierten Teilen des Meeres zwischen

1) Für Entz ist *Ceratocorys horrida* nur eine Wachstumsform von *Phalacroma jourdani*.

Digitized by Google

50—60° n. B. ihr Maximum zu erreichen und äquatorwärts wieder abzunehmen. Dabei ist es auffallend, daß, im Gegensatz zu den *Chaetoceras*-Arten, die Peridineen in den wärmeren Meeresteilen (Sargassosee, Floridastrom und Mittelmeer) fast nie ein quantitativ reiches, monotones Phytoplankton bilden. (Schröder.)

Über die geographische Verbreitung der durch ihre enorme Menge abgesunkener Skelette in den Bodenablagerungen aller Meere berühmten *Coccolithophoriden* (Fig. 227, S. 449) wissen wir heute nur, daß sie über alle Meere verbreitet sind und nur im rein polaren Wasser fehlen. *Coccolithophora* soll in den gemäßigten Gebieten ihre größte Entwicklung erreichen, *Rhabdosphaera* und *Discosphaera* auf das warme Gebiet beschränkt sein und nur bei einer Wassertemperatur von mehr als 18, 5° C vorkommen. (Lohmann.)

Dagegen dürften sich unter den Silicoflagellaten echte Kaltwasserformen finden lassen. Die Plankton-Expedition fischte von ihnen 140000 Individuen unter 1 qm Oberfläche in der Irmingersee, im Floridastrom und in der Sargassosee meist nur 10000, in den Äquatorialströmen nur gegen 1000 Individuen. (Schütt.)

Unter den Tintinnen scheinen die Dictyocysten dem arktischen Gebiet zu fehlen. Nächst den Diatomeen sind nach Laackmann große Tintinnen der wichtigste Bestandteil des antarktischen Planktons.

Unter den planktonischen Foraminiferen sind einige, wie *Globigerina bulloides* (Fig. 109, S. 198) und *Orbulina universa* sicher als kosmopolitisch anzusehen; bei anderen Arten wird die universelle Verbreitung nur aus den Grundproben erschlossen, da z. B. „im Norden noch verhältnismäßig wenig pelagisch auf Foraminiferen gefischt, während sehr viel gedretscht worden ist". (*Rhumbler.*)

Wieder von anderen Formen, wie z. B. *Globigerina aequilateralis*, können wir wohl als Verbreitungsgebiet die Warmwasserzone als sicher annehmen. Sehr verschieden weit polwärts scheinen die einzelnen *Pulvinulina*-Arten zu gehen.

Von den so überaus formenreichen Radiolariengruppen kann hier nur an einzelnen Beispielen die Art der geographischen Verbreitung besprochen werden.

Aus der Gruppe der Peripyleen sind die Sphaerozoen jedenfalls Warmwassertiere, dasselbe gilt von dem größten Teil der Acantharier, deren äußerste Fundstellen aber immerhin unter dem 80° n. B. (Spitzbergen nach Aurivillius) und 65° s. B. (Challenger-Expedition) liegen.

Von den ca. 160 Acanthometridenspezies sind bisher kaum 20 nördlich vom 50° n. B. angetroffen worden, von denen 8 wahrschein-

Digitized by Google

lich perennierende Formen sind, während unter den ca. 170 Acanthophracten wohl keine einzige zum perennierenden, nordischen Plankton zu zählen ist. Im Kühlwassergebiet, d. i. bis ungefähr zum 38—40° n. B., liegt das Temperaturminimum für die Acanthometriden zwischen 6—10° C., und nur wenige Arten vermögen noch tiefere Temperaturen zu ertragen, so *Acanthonia ligurina*, die, ein ständiger Bewohner des Nordens, von Aurivillius noch bei 3° als Minimum beobachtet worden war.

Im Ostgrönlandstrom waren von der Plankton-Expedition überhaupt keine Acanthometriden gefangen worden, im Westgrönlandstrom nur wenige, aus dem Golfstrom verschlagene, und auch der Labradorstrom ist arm zu nennen. In der Ostsee fehlen Acanthometriden vollkommen, die Nordsee hat, wie es scheint, sogar einige perennierende Arten (*Phyllostaurus quadrifolius* und *Acanthonidium echinoides*) neben einigen Gästen aus dem Golfstrom.

Erst südlich vom 38—40° n. B., also im Warmwassergebiet, erfolgt ein ziemlich unvermitteltes Anwachsen der Artenzahl. Schon aus dem Floridastrom bringt ein einziger Schließnetzfang bis zur Oberfläche 21 Arten[1]), die Sargassosee liefert bereits 47 Arten, und zwar konnte Popofsky hier, wie wir schon a. a. O. berichteten (s. S. 447), ein artenreicheres Zentrum und eine speziesarme Randzone unterscheiden. Von diesen 47 Arten wurde eine bisher nur in der Sargassosee, eine außerdem noch im Mittelmeer und sonst nirgends mehr aufgefunden.

Im Nordäquatorial steigt die Artenzahl auf 49, sinkt etwas im Guinea-Gegenstrom (auf 44), um im Südäquatorial ihr Maximum (75 Spezies) zu erreichen, woraus Popofsky auf einen größeren Artenreichtum des großen, südlichen Zirkelstromes schließt. Im Südatlantik sind bisher 40 Arten, im Indik 75 nachgewiesen worden, in der Antarktis 17 Acantharien (neben 56 Spumellarien und 47 Nasselarien).

In quantitativer Hinsicht lehrt ein Blick auf unsere Karte, daß im Kühlwassergebiet zunächst der Golfstrom mit seinen 14 Arten auch quantitativ als ziemlich reich bezeichnet werden muß. In die Irmingersee aber (mit 7 Spezies) fällt das quantitative Maximum für das Kühlwassergebiet mit ca. 12000 Exemplaren. Der Ostgrönlandstrom brachte, wie wir schon gehört, überhaupt keine, der Westgrönlandstrom nur wenig Individuen, während der Labradorstrom nur an der Grenze, im Mischwasser, wo das obere, wärmere Wasser des Floridastromes ihn überlagert, zahlreichere (5400) Exemplare lieferte.

1) Die Karte entstammt einer älteren Arbeit Popofskys, in der der Floridastrom noch als „verhältnismäßig artenarm" bezeichnet wurde.

Digitized by Google

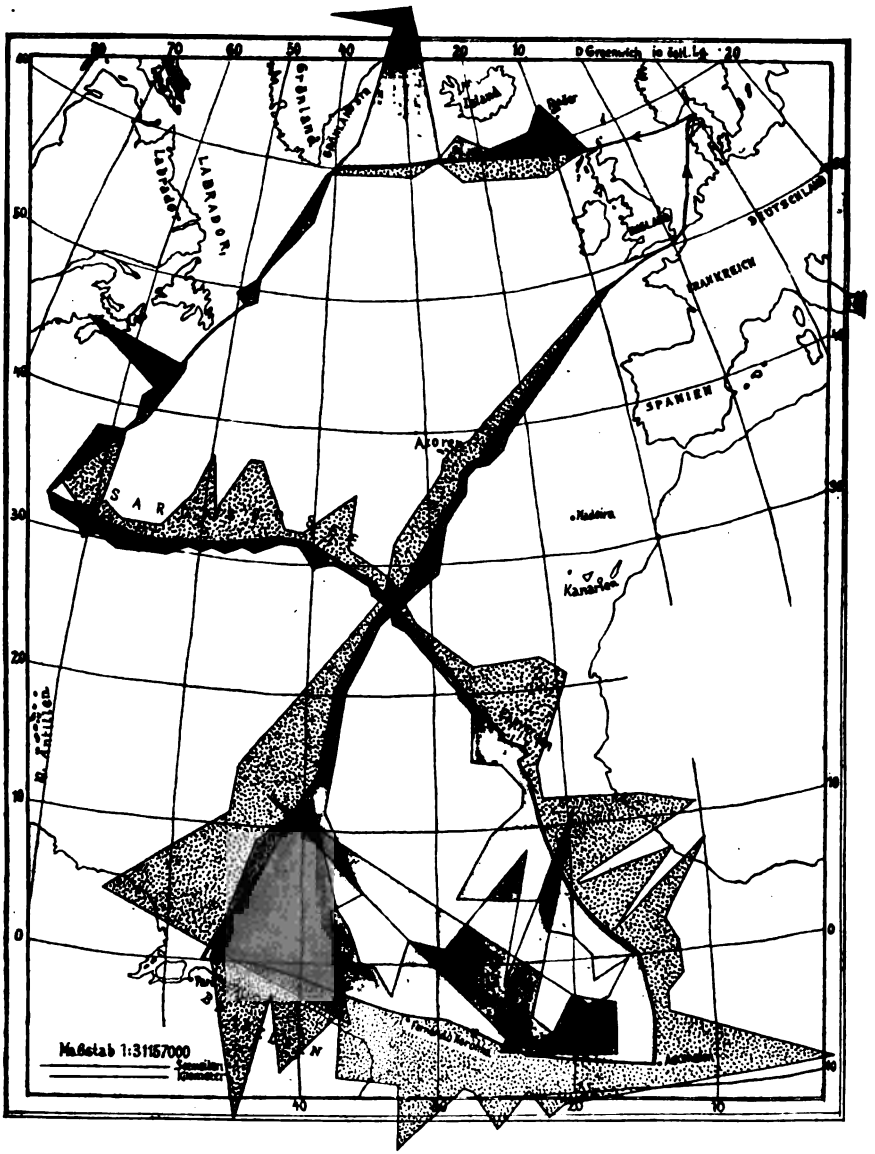


Fig. 248. Quantitative Verbreitung der Acanthometriden. (Nach Popofsky.)
Zahl der Spezies (punktiert); Zahl der Individuen (getont).

Auffallend arm an Individuen sind der Floridastrom und die Sargassosee, und erst im Nordäquatorial findet ein Ansteigen der

Digitized by Google

Individuenmengen auf 2800 zu einem Maximum im Guineastrom mit gar 6800 Individuen statt.

Der Südäquatorial endlich enthält nicht nur die meisten Arten, sondern auch die meisten Individuen, nämlich 24000. Popofsky nennt ihn daher das eigentliche Acanthometridengebiet des Atlantik. Auch bei den Acanthophracten läßt sich im Atlantik ein artenarmes, nördliches Gebiet von einem artenreichen Süden abtrennen; die Grenze liegt ebenfalls bei 38—40° n. B.

Über die Nassellarier liegen noch zu wenig brauchbare Daten vor, dagegen wissen wir derzeit schon Genaueres über die Verbreitung der Tripyleen.

Nach Immermann finden sich die artenreichsten Ansammlungen von Aulacanthiden im Atlantik an folgenden Stellen: 1. Im Gebiet der Irmingersee; 2. beim Austritt des Labradorstromes aus der Davisstraße; 3. südlich von den Kap Verden bei Ascension. Das sind aber alles Gebiete, wo zwei oder mehrere Stromgebiete ineinander übergehen. Die meisten Aulacanthiden-Arten ziehen kaltes Wasser vor. Nur *Aulacantha scolymantha* und *Aulographis tetrancistra* finden sich in allen Gebieten. Wir haben schon früher gehört (s. S. 234), daß *Aulacantha scolymantha* (Fig. 158, S. 235) sich in ihrer Formenentwicklung eine gewisse Richtungsfreiheit bewahrt hat. Es ist sehr bezeichnend, daß Aulacanthiden, die im Kaltwasser, z. B. im Labradorstrom, in größerer Zahl vorkommen, weiter im Süden, im Sargassomeer, vereinzelt in größeren Tiefen getroffen werden und zwar nur an solchen Stellen, die in der direkten Verlängerung der Hauptrichtung des Labradorstromes liegen. Ebenso hält Borgert die Tuscaroriden für Kaltwasserformen und zwar für Bewohner der tieferen Meeresregionen. Haecker glaubt bei den Tripyleen im allgemeinen einen scharfen Gegensatz zwischen Kalt- und Warmwasserformen feststellen zu können, und zwar bilden der 40° n. und s. Br. die Grenzen für das Verbreitungsgebiet der sogenannten Warmwasserformen. Innerhalb dieser Grenzen leben nach Borgert z. B. die Atlanticelliden und zwar in tieferen Schichten. Beachtenswert sind schließlich die bipolaren Kaltwasserformen, die im südlichen und nördlichen Eismeer vorkommen, und die unipolaren, die nur auf das eine der beiden Polarmeere beschränkt sind. Nahe Verwandte der Kaltwasserformen kommen auch als Tiefenbewohner in wärmeren Meeren vor. Challengeriden, die z. B. in der Antarktis in allen Tiefen angetroffen werden, verbreiten sich in den tieferen Schichten auch über die wärmeren Meere und können so als Leitformen der Kaltwasserströmungen in der Antarktis gelten. Solche Formen nennt Haecker „unipolar-submergent".

Digitized by Google

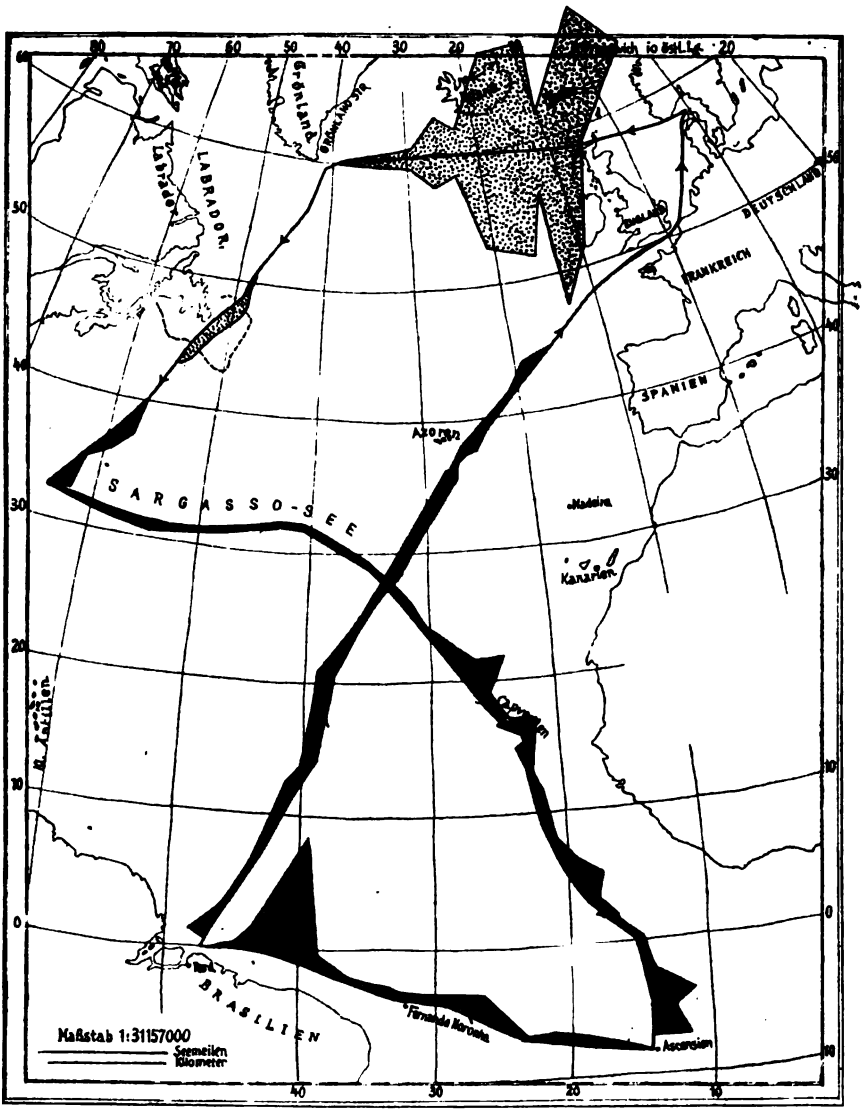


Fig. 249. Quantitative Verbreitung einiger craspedoter Medusen. (Nach Maas.)
Aglaura hemistoma (getont); *Aglantha digitalis* (punktiert).

Kosmopolitisch endlich ist die eigenartige *Sticholonche zanclea* (O. Schröder).

Unter den craspedoten Medusen (Karte, Fig. 249) kommen hier für uns hauptsächlich nur die Trachymedusen als ausschließliche

Digitized by Google

Hochseehydromedusen in Betracht. Die Trennung zwischen Warm- und Kaltwasserbewohnern, im Nordatlantik durch den 40° n. B. (oder nach Vanhöffen an der europäischen Küste schon beim 50° n. B.) gegeben, ist hier scharf durchgeführt, so daß Maaß den Satz aussprechen konnte: „Keine Craspedotenart, die sich nördlich vom Florida- und Golfstrom findet, kommt südlich desselben vor und umgekehrt." Charakteristisch für das nordische Kaltwasser ist *Aglantha digitalis*, ebenso eine *Solmaris* und die Gattung *Homoeonema*.

Für das Warmwasser sind charakteristisch *Aglaura* (*hemistoma*), *Trachynema*, *Colobonema*, *Rhopalonema*, *Liriope*, *Geryonia*, u. v. a. (Vanhöffen).

Maaß möchte der Kaltwasserzone, die also bis etwa zum 40° n. B. reicht, einen zweiten Bezirk anschließen (Sargassosee, Kanarenstrom, Mittelmeer), für den *Liriope cerasiformis* typisch ist. Doch ist dieser Bezirk jedenfalls nur ein Teilbezirk eines großen, dritten mit einer *Rhopalonema*art, die erst im Benguela fehlt. Eine *Liriope*, *L. hyperbolica*, scheint wiederum für diesen kühlen Strom charakteristisch zu sein, sicher antarktisch aber ist (nach Vanhöffen) *Homoeonema amplum*.

Für die acraspeden Medusen oder Acalephen mag im allgemeinen gelten, daß die Charybdeiden in einem äquatorialen Gürtel zwischen 30° n. B. und 30° s. B. leben und darüber und darunter sich die Wohngebiete der übrigen Incoronaten befinden. Mit Ausnahme der *Charybdea marsupialis*, die etwas höher bis ins Mittelmeer aufsteigt, gehören somit die Charybdeiden völlig dem Gebiete der Äquatorialströmungen an; sie sind „an die Küste gebundene Warmwasserformen". Für die Acathammaten stellte Vanhöffen fest, daß „die Rhizostomen im allgemeinen warme Meere lieben, während die Semaeostomen in gemäßigten Zonen stärker vertreten sind. Damit hängt wohl zusammen, daß jene reich gegliederte Küsten, diese mehr das freie Meer bevorzugen".

Bei den Siphonophoren lassen sich nach Chun zoogeographisch wohl nur Warm- und Kaltwasserformen unterscheiden. *Diphyes bipartita* und eine *Abyla*art sind gleichmäßig durch alle warmen Stromgebiete verbreitet. Daß erstere jedoch in der Tiefe sowohl wie an der Oberfläche weiter nach Norden geführt wird und auch im kälteren Wasser auftreten kann, geht aus einem Schließnetzfang der Plankton-Expedition auf 60,2° n. B. und aus einem Fang in der Olgastraße an der Oberfläche zwischen 78 und 79° n. B. hervor. Römer nennt nur 3 Arten echt arktisch, nämlich *Galeolaria biloba*, *Diphyes arctica* und *Cupulita cara*. 6 Arten, nämlich *Muggiaea atlantica*, *Galeolaria truncata*, *Circalia stephanoma*, *Agalmopsis elegans*, *Physophora borealis*

Digitized by Google

und *Stephalia corona*, gehören dem nördlichen gemäßigten Atlantik, gegen 60 Arten dem atlantischen Warmwasser an. Nach Gough eignet sich *Muggiaea atlantica* durch Größe und Lebensweise besonders zur Feststellung der Meeresströmungen; sie zeigt auch den atlantischen Strom in den englischen Gewässern in seinen feineren Verzweigungen an.

Die zuerst von der Discovery-Expedition in der Antarktis erbeuteten „20 Fuß langen" Tentakel gehören keiner Siphonophore an, wie Rennie vermutete, sondern nach Vanhöffen der antarktischen Riesenmeduse *Desmonema*.

Unter den Ctenophoren ist *Cestus veneris* eine Charakterform des atlantischen und mediterranen Warmwassers (die nach N. Wagner im Weißen Meer bei den Solowetzkischen Inseln im Sommer häufigen Venusgürtel könnten wohl nur einer anderen Art angehören!), wie denn überhaupt das Gros der Ctenophoren dem warmen Stromgebiet angehört. Die Polargebiete sind durch eine reiche Individuenzahl dreier charakteristischer Arten (*Martensia ovum, Pleurobrachia pileus, Bolina infundibulum*) ausgezeichnet. *Beroe cucumis* ist nach Moser kosmopolitisch.

In der Antarktis endlich wurden von der „Discovery" nach Hodgson und Wilson neben *Diphyes* und *Halistemma* auch eine große *Beroe* und einige Arten von Cydippiden beobachtet.

Die meisten planktonischen Actinienlarven sind von den Tropen bekannt, wo die Ceriantharien einen großen Reichtum an Larvenformen entwickelt haben (Carlgren). Während der Plankton-Expedition wurde nördlich vom 40° n. B. nach van Beneden *Arachnactis albida* (bei den Hebriden) gefunden. Daneben ist nur noch *A. bournei* ein typischer Repräsentant dieses Gebietes. Ausschließlich in tropischen Meeren wurden bisher Zoantharienlarven gefischt.

Noch weniger als die eben erwähnten gehören die Echinodermenlarven dem eigentlichen Hochseeplankton an; in der Antarktis fehlen, wie es scheint, Echinodermenlarven überhaupt.

An Wurmlarven ist der nördliche Nordatlantik bis zum 40° n. B. arm, besonders reich aber im Warmwassergebiet die Sargassosee und die Partie von Ascension nach Amerika (Haecker).

Pelagische Polycladen wurden vom „National" nur an zwei Punkten gefunden: südlich von Neufundland und in der Gegend zwischen den Cap Verden und Ascension (Plehn).

Unter den pelagischen Polychaeten (Karte, Fig. 250) ist die Phyllodocide *Phalacrophorus borealis* nur bei Grönland und Neufundland gefischt worden, *P. pictus*[1]) und *uniformis* nur im Warmwasser vom 40° n. B. ab und zwar auffallend gleichmäßig zahlreich in den warmen Strömen.

1) Nur ein Exemplar ist aus der Irmingersee bekannt.

Digitized by Google

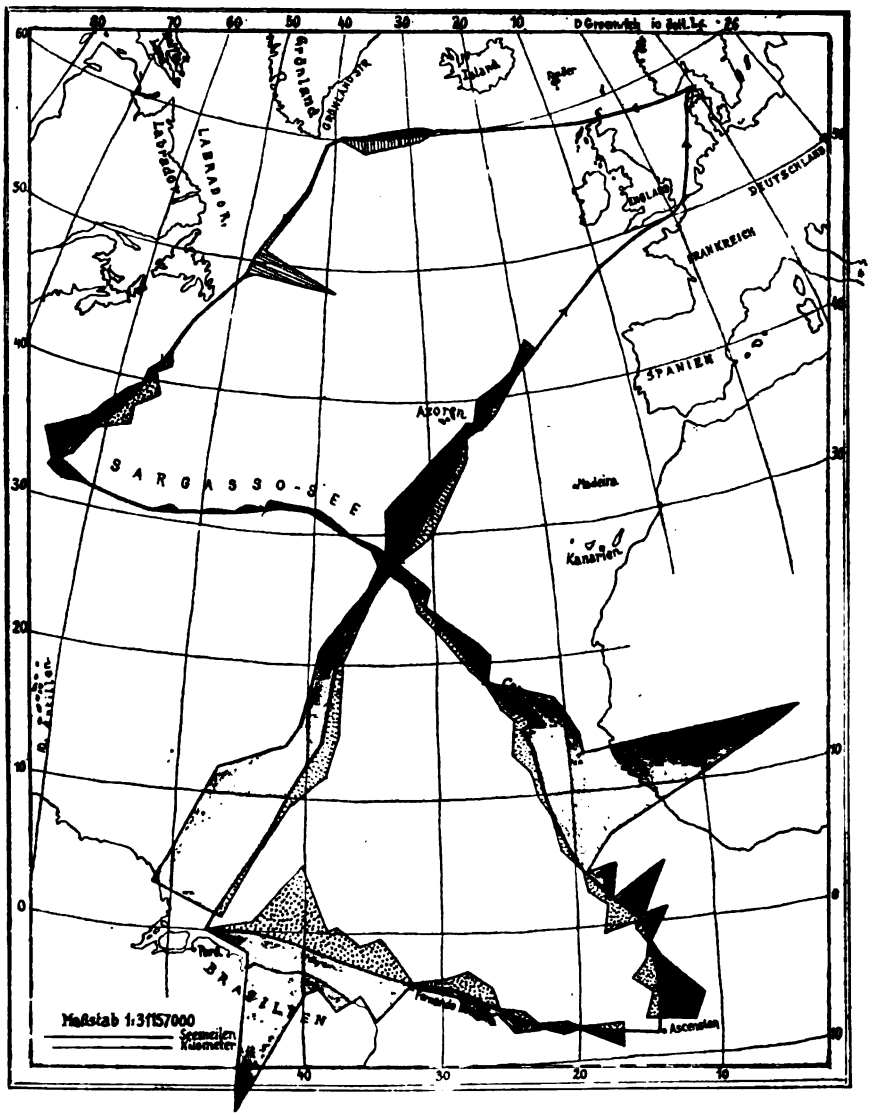


Fig. 250. Quantitative Verbreitung einiger Polychaeten. (Nach Reibisch.)
Phalacrophorus borealis (schraffiert); *P. uniformis* (punktiert); *P. pictus* (getont).

Die geringen Quantitäten im SO des Untersuchungsgebietes sind wohl auf Rechnung des kühlen Benguelastromes zu setzen, und auffallend arm ist auch die Sargassosee (Reibisch).

Digitized by Google

Ausgesprochene Warmwassertiere sind auch die Typhloscoleciden und Alciopiden, von denen wiederum *Alciope cantraini* in der Sargassosee und im Mittelmeer die gemeinste ist.

Unter den Tomopteriden lassen sich neben Kaltwasserformen (*T. septentrionalis*) und Warmwasserformen (*T. mariana, nationalis, kefersteini, euchaeta*) noch solche unterscheiden, die in beiden Gebieten vorkommen, wie *T. planktonis* und *helgolandica*, von denen aber die letztgenannte in irgendeiner Weise von der Küste abhängig zu sein scheint.

Die marinen Rotatorien haben sich nach Zelinka als größtenteils neritische Planktonten gezeigt; nur in der Irmingersee wurden sie von der Plankton-Expedition in enormen Mengen gefangen (*Synchaeta atlantica* und *Rattulus henseni*).

Von den Chaetognathen sind einige, wie *Sagitta hexaptera, serratodentata, bipunctata* kosmopolitisch, andre wie z.B. *Sagitta arctica* spezifisch polar zu nennen (Strodtmann). Unter den Warmwasserformen herrscht *Sagitta enflata* im Südäquatorialstrom vor. Steinhaus nennt sie die gemeinste Form des Indischen Ozeans. In der Antarktis wurden nach Fowler von der Discovery-Expedition nur 3 Arten gefunden: *Sagitta hexaptera, serratodentata* und *Krohnia hamata*; *Sagitta serratodentata* fehlte ebenso wie während der Challenger-Expedition an den kältesten Stationen.

Aus der großen Gruppe planktonischer Crustaceen kann nur von einigen der wichtigeren Typen die geographische Verbreitung besprochen werden.

Unter den Cladoceren (Karte, Fig. 251) sind von der Plankton-Expedition beispielsweise *Evadne nordmanni* und *Podon intermedius* nur nördlich vom 40° n. B. gefunden worden, *Evadne tergestina* sonderbarer Weise nur bei den Bermudas und im Nordäquatorial. *Evadne spinifera* wurde in größter Menge in der Sargassosee gefischt (Hansen) und scheint auch in der Adria die häufigste Cladocere zu sein.

Die Ostracoden lassen sich im Atlantik in nordische Arten (zwischen etwa 30°—60° n. B.) und Warmwasserformen sondern. Für die ersteren sind *Conchoecia obtusata* und *borealis* typisch. Besonders individuenreich waren die Fänge im Floridastrom, in der Irmingersee und bei Neufundland (Vávra).

„Die Formen der Arktis haben sämtlich nahe Verwandte auf der südlichen Halbkugel, die der Antarktis nur eine solche auf der nördlichen.“ Die Antarktis ist artenreicher. Südlich vom 60° s. B. wurden noch *Conchoecia belgica* und *Euconchoecia lacunosa* gefunden (Müller).

Aus der geographischen Verbreitung der erwachsenen Cirripedien dürfen wir auf eine große Mannigfaltigkeit ihrer Larven im Warmwasser schließen. Alle von der Plankton-Expedition in größerer

Digitized by Google

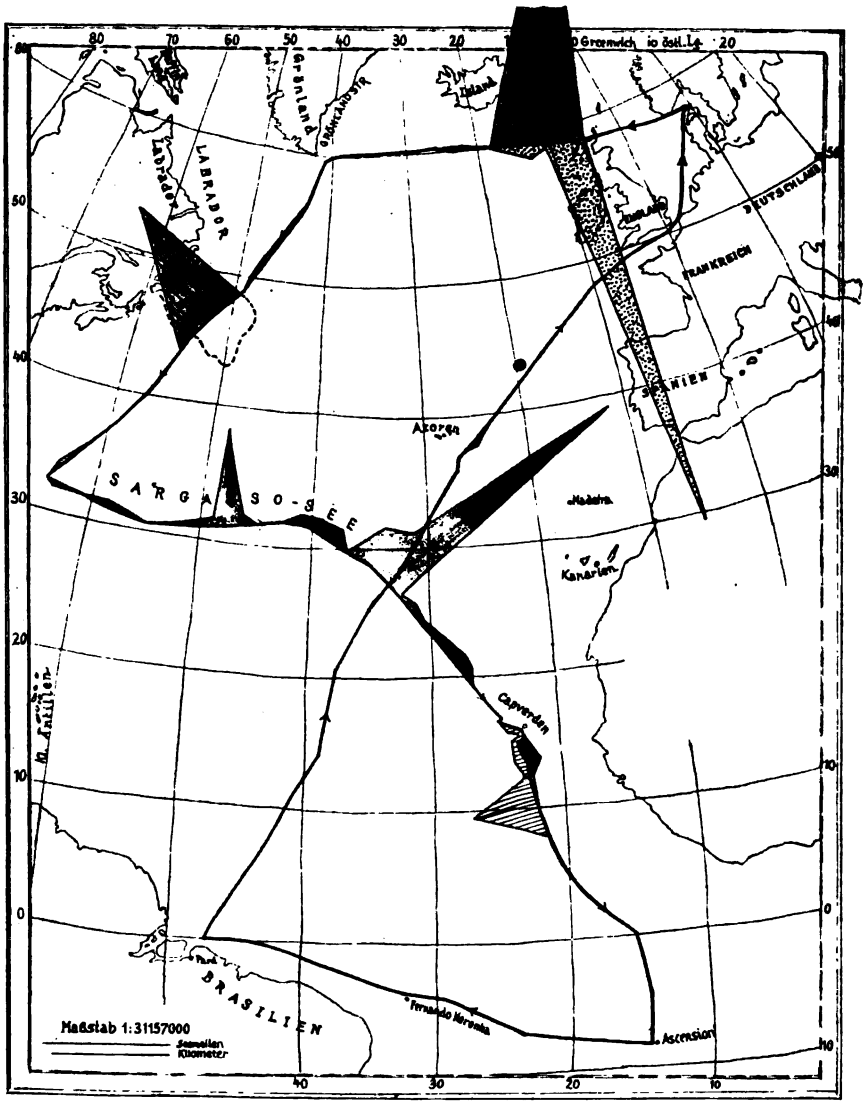


Fig. 251. Quantitative Verbreitung einiger Cladoceren. (Nach Hansen.)
Podon intermedius (punktiert); *Evadne nordmanni* (schraffiert und getont); *Evadne spinifera* (getont); *Evadne tergestina* (schraffiert).

Entfernung (mindestens 20 Meilen) vom Land erbeuteten Larven gehörten Tieren an, die an im Meere treibende Gegenstände oder an Schiffe sich anzuheften pflegen (Hansen).

Digitized by Google

Von allen planktonischen Tieren des Ozeans dürften sich die Copepoden am besten für zoogeographische Studien eignen, sowohl wegen ihrer allgemeinen Verbreitung als auch ihrer Häufigkeit wegen. Das eigentliche arktische Gebiet wurde erst seit Nansens Nordpolfahrt untersucht, von den übrigen Expeditionen aber nur in seinen Ausläufern, den Polarströmen oder in Mischgebieten die Copepodenfauna festgestellt, als deren Vertreter *Calanus hyperboreus, Metridia longa, Euchaeta norvegica* u. a. gelten (Mrázek). Jedenfalls beherbergt das arktische Gebiet nur wenige, meist große Spezies, diese aber in außerordentlicher Individuenzahl.

An das hochnordische Gebiet schließt sich nach Dahl ein zweites an, das man als gemäßigtes Gebiet bezeichnen kann. Es reicht an der nordamerikanischen Küste südwärts bis zum Floridastrom, an der europäischen reicht es etwas über die Südspitze von England hinaus.

Das subtropische Gebiet, als dessen Mittelpunkt das Sargassomeer anzusehen ist, erstreckt sich von hier nach NO namentlich ins Mittelmeer. Das folgende tropische Gebiet umfaßt die drei äquatorialen Strömungen. Auf der südlichen Halbkugel folgt, wie wir auf Grund der Untersuchungen der Valdivia-Copepoden anzunehmen berechtigt sind, ein umfangreiches notales Gebiet, darauf ein schmales Übergangsgebiet etwa zwischen dem 30° und 40° n. B. Aus dem eigentlichen antarktischen Gebiet, innerhalb des südlichen Polarkreises, haben wir erst durch die „Belgica-Expedition" in der Giesbrechtschen Copepodenbearbeitung die ersten, zuverlässigen Daten erhalten. Die Sammlung dieser Expedition besteht zum Teil aus neuen Arten, zum Teil aus solchen, weitverbreiteten Arten, welche auch im höchsten Norden vorkommen oder mit nordischen Arten nahe verwandt sind. Nur ein geringer Teil von ihnen stimmt mit Arten überein, die in beschränkteren Bezirken der warmen oder südlichen Meeresteile gefunden wurden. Ich möchte hier noch daran erinnern, daß von der „Valdivia" eine Anzahl typischer, antarktischer Copepoden (*Rhincalanus grandis, Heterorhabdus austrinus*) unter dem 42° s. B. in 1600 und 1000 m Tiefe gefangen wurden, welche die „Belgica" viel südlicher, unter dem 70. Grad, nahe der Oberfläche gefischt hatte.

Nur über ein einziges Copepodengenus, die typische, circumtropische Warmwasserform *Copilia* (Fig. 28, S. 69), können genauere statistische Daten über die Verbreitung im Atlantik und Indik gegeben werden.

Das Verbreitungsgebiet dieser Gattung reicht im Atlantik bzw. Indik vom 43° n. B. bis zum 40° s. B. (Karte, Fig. 252).

Namentlich *Copilia vitrea*, in zweiter Linie *C. lata*, zeigen inner-

Digitized by Google

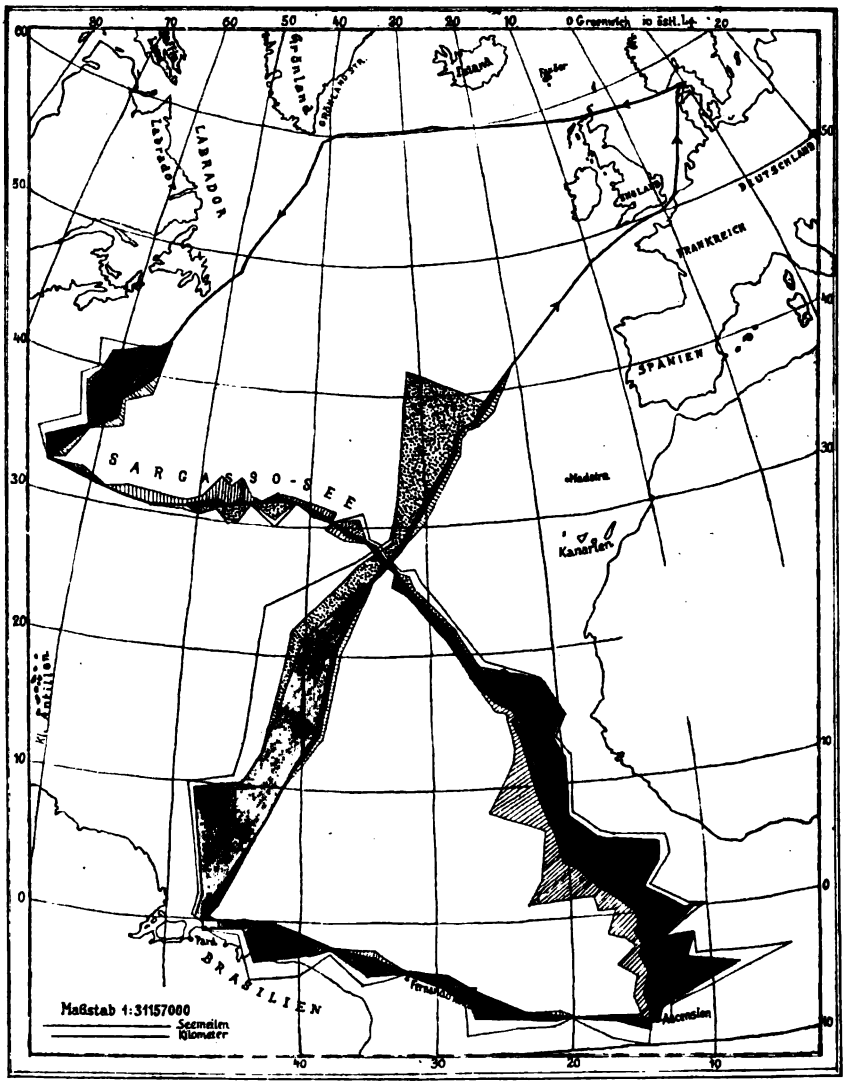


Fig. 252. Quantitative Verbreitung einiger Copepoden. (Nach Dahl.)
Copilia mirabilis (getont); *C. mediterranea* (punktiert); *C. vitrea* (schwarz); *C. lata* (weiß); *C. quadrata* (schraffiert).

halb dieser Zone die weiteste Verbreitung. Ausschließlich auf das tropische Gebiet der drei äquatorialen Strömungen beschränkt ist *C. mirabilis*. Ihr auffallend häufiges Vorkommen noch im Florida-

Digitized by Google

strom erklärt Dahl aus den hohen Temperaturen, die dort vom „National" angetroffen worden waren. Für das nordatlantische, subtropische Gebiet ist *Copilia mediterranea* charakteristisch, die im Mittelmeer bis in die nördlichste Adria vordringt. Sie wurde auch in dem entsprechenden notalen Teil des Atlantik und im Südindik wiedergefunden. In dem „Übergangsgebiet" der südlichen Hemisphäre, etwa zwischen 30°—40° s. B. tritt dann als südlichste *Copilia* eine Verwandte der *Copilia mediterranea*, die *Copilia hendorffi*, auf, die somit auf der nördlichen Halbkugel fehlt.

Auch die Amphipoden dürften im Warmwasser zu größter Entfaltung kommen. Quantitativ arm ist die Sargassosee an Hyperiden (Vosseler). Eine arktische und boreale Art ist *Parathemisto oblivia*, rein arktisch scheint *Euthemisto libellula* zu sein, die beide von Nansens Nordpolexpedition im hohen Norden gefunden worden waren. *Cyclocaris guilelmi* nennt Gran eine Charakterform der intermediären Tiefseefauna des norwegischen Nordmeeres. Sie wurde bei den Lofoten vom Prinzen von Monaco in einer Reuse aus 1095 m gefangen und geht im nördlichen Eismeer auch an die Oberfläche.

Unter den Schizopoden sind die Euphausien größtenteils auf die tropischen und subtropischen Meere beschränkt. Sehr regelmäßig ist in quantitativer Hinsicht *Stylocheiron* in den warmen Meeren verbreitet, und selbst in der Sargassosee ist er recht häufig, während die übrigen Euphausienarten hier und im Floridastrom recht individuenarm sind und in größten Mengen nur im Nordäquatorial und Guineastrom und besonders im Südäquatorial vorkommen (Ortmann). Echt nordische Schizopoden sind *Nyctiphanes norvegicus* und *Thysanoëssa longicaudata*.

Die Larven der litoralen Decapoden (Karte, Fig. 253) zeigten während der Plankton-Expedition vier Hauptmaxima: das eine gleich zu Beginn der Fahrt nahe der englischen Küste, das zweite im Floridastrom, das dritte bei den Kap Verden, das vierte an der brasilianischen Küste. Ihnen entsprechen drei Minima, die im wesentlichen durch die kalten, nordischen Gewässer, durch die Sargassosee und durch den Teil des Südäquatorial, der westlich von Ascension liegt (Benguela-Einfluß!), markiert werden. Beim ersten Maximum ist der Einfluß der europäischen Küste, beim zweiten der Einfluß Westindiens, beim dritten derjenige der Kap Verden und der afrikanischen Küste, beim vierten der der brasilianischen Küste unverkennbar. (Ortmann).

So wie die Euphausiden und Mysiden bevorzugen auch die Sergestiden die warmen Meere. *Sergestes atlanticus, edwardsi, vigilax, tenuiremis* und *corniculum* sind in den tropischen und subtropischen

Digitized by Google

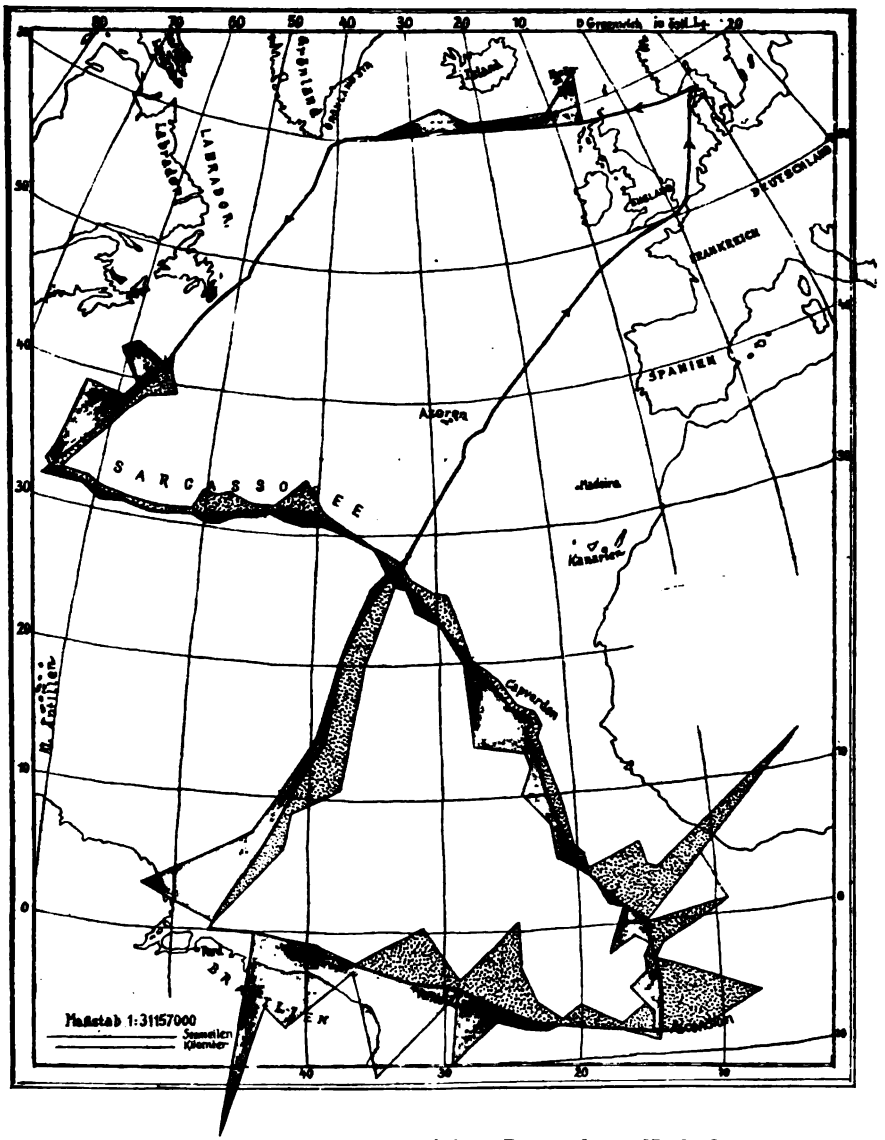


Fig. 253. Quantitative Verbreitung einiger Decapoden. (Nach Ortmann.)
Lucifer reynaudi (punktiert); *Larven litoraler Decapoden* (getont).

Teilen aller Ozeane zu Hause, *Sergestes japonicus* wurde im Nordatlantik und Nordpazifik erbeutet (Hansen). Die arktische Region enthält in ihrem atlantischen Teil nur eine Art, *Sergestes arcticus*, der indessen

Digitized by Google

nicht auf diese Region beschränkt ist, sondern sich im Atlantik weit nach Süden verbreitet (Ortmann).

Die äußerst gleichmäßige Verteilung des *Lucifer reynaudi*, einer typischen Warmwasserform, war schon Brandt aufgefallen, der die einzelnen Fangtage aufzählt. Die Minima der Quantität scheinen mit Minima der Temperatur zu korrespondieren. (Karte, Fig. 253).

Das einzige pelagische Insekt, *Halobates*, wurde nur in Wasser von mindestens 24° im Sargassomeer, Guinea-, Kanaren- und Nordäquatorialstrom gefunden.

Aus der Gruppe der Mollusken wurden Spirulaschalen nur im Sargassogebiet, in der Region des NO Passat und im Kanarenstrom gesehen.

Die geographische Verbreitung der litoralen Gastropodenlarven (Karte, Fig. 254) erfolgt in den Kaltwassergebieten nur der Küste entlang, im Warmwasser dagegen treffen wir in vielen Fällen ozeänische Formen an. Fast alle pelagischen Gastropoden[1]) und auch die einzige, eupelagische Muschel *Planktomya* sind echte Warmwasserformen.

Aus Meeresabschnitten mit weniger als 20° Wärme hat die Plankton-Expedition überhaupt keine Schneckenlarven mitgebracht. Die Muschellarven gehen dagegen auch in kälteres Wasser. Nur an der Südspitze von Grönland hatte man keine Muschellarven gefischt. Sie schwärmen noch genügend zahlreich bei 11°, bei 12° sind sie in Landnähe reichlich, ebenso bei steigender Temperatur bis zu den Temperaturen der Tropen. „Die viel größere Abhängigkeit der jungen Schnecken von der Wasserwärme gegenüber den eurythermen Muschellarven, die eupelagische Lebensweise von vielen der ersteren im warmen Wasser gegenüber den streng hemipelagischen Muscheln, endlich die freiere hemipelagische Beweglichkeit der letzteren in allen Temperaturen sind Tatsachen, welche auf die geographische Verbreitung der beiden Molluskenklassen nicht ohne Einfluß sein können." (Simroth).

Während die Heteropoden wohl ausschließliche Warmwassertiere sind, erreichten die Pteropoden während der Planktonexpedition in quantitativer Hinsicht im Norden und zwar in der Irmingersee ihr Maximum. Um so größer ist dafür wieder der Artenreichtum im Warmwassergebiet (Schiemenz). Auf die drei Äquatorialströme beschränkt zu sein scheint z. B. die Gattung *Corolla*, subtropisch ist wohl *Styliola subula*. *Limacina retroversa* ist die Charakterform des Übergangsgebietes, *Clione limacina* und *Limacina helicina* sind die ein-

1) Zwei *Janthina*-Arten werden gelegentlich durch den Golfstrom bis an die arktischen Küsten verschlagen; die Janthinide *Recluzia* fehlt im Atlantik; sie findet sich vom arabischen Golf bis in den Pacifik (Simroth).

Digitized by Google

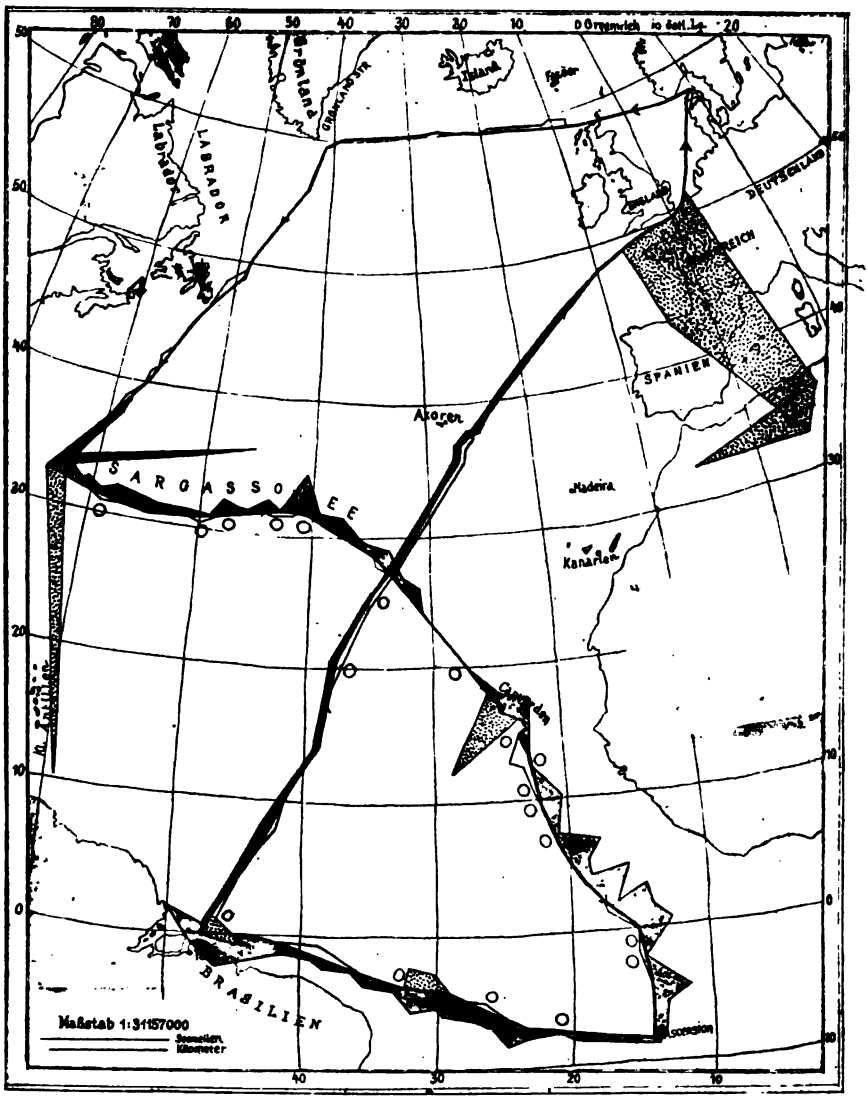


Fig. 254. Quantitative Verbreitung der Mollusken. (Nach Simroth.)
Gastropodenlarven (getont); Muschellarven (weiß = 1/4 mm Ordinate = 10 Expl.);
(punktiert = 1/2 „ „ = 100 „)
Planktomya henseni (1 Ring je 1—3 Exemplare).

zigen Vertreter der zirkumpolaren, arktischen Pteropodenfauna; alle drei sind dazu noch bipolar, kommen also auch in der Antarktis vor.

Digitized by Google

Allerdings gelang es Meisenheimer, Differenzen zwischen den Nord- und Südformen zu finden, die indessen kaum genügen oder kaum beständig genug sind, um auch nur gut abgegrenzte Varietäten darauf zu gründen. Ausschließlich antarktisch sind außerdem noch *Spongiobranchaea australis* und *Clio sulcata*; ausschließlich dem notalen Übergangsgebiet gehören neben der obenerwähnten *Limacina retroversa* noch sicher an: *Limacina rangi* und *Clio australis*.

Verhältnismäßig gut sind wir auch über die geographische Verbreitung der Tunicaten, speziell der Copelaten (Karte, Fig. 255) orientiert.

Auch bei ihnen kann man scharf Bewohner der kalten und solche der warmen Ströme unterscheiden. Keine einzige Art ist beiden Stromgebieten gemeinsam. In quantitativer Hinsicht wurde während der Planktonexpedition ein großes Maximum von Fritillarien in der Irmingersee konstatiert, während im Warmwasser die Oikopleuren entschieden überwiegen. In den Polarregionen finden wir nur Vertreter dieser beiden arten- und volkreichsten Gattungen: die übrigen sieben artenarmen Genera sind auf das Warmwasser beschränkt. Die einzige wirklich bipolare Appendicularie ist *Fritillaria borealis* und zwar in der Form *typica*, während eine forma *sargassi* im Warmwassergebiet aller drei Ozeane lebt, eine forma *intermedia* aber im Mischgebiet warmer und polarer Ströme, im Mittelmeer und in Melanesien auftritt. In der Arktis leben *Oikopleura vanhöffeni*, *chamissonis* und *labradorensis*, die aber erheblich weiter südwärts geht als die erstgenannte. Antarktisch sind *Oikopleura gaussica*, *valdiviae* und *Fritillaria antarctica*. Einige Appendicularien des warmen Wassers, wie *Appendicularia sicula*, *Fritillaria venusta*, vor allem aber *Oikopleura parva*, ertragen wohl eine langsame, doch ohne erhebliche Schwankungen erfolgende Abkühlung der Temperatur selbst bis zu 0,9° C ausgezeichnet, können aber trotzdem nur als Fremdlinge in der Polarregion angesehen werden, da sie erhebliche und schnelle Schwankungen in der Temperatur und dem Salzgehalt des Wassers nicht ertragen und daher auch nur in den Ausläufern der warmen Ströme gefunden werden (Lohmann).

Ausschließlich auf das tropische und subtropische Gebiet beschränkt sind die Pyrosomen. Nirgends wurden diese Tiere gefangen, wo die Oberflächentemperatur unter 23° betrug. Im Mittelmeer allerdings sind sie bei weit niedriger Temperatur gefunden worden. Es zeigt sich aber, daß auch im Ozean die Pyrosomen, wenngleich unter den Tropen heimisch, doch gewöhnlich in Wasserschichten leben, die 20° nicht erreichen, und nur gelegentlich an die warmen, oberflächlichen Regionen emporkommen (Seeliger).

Digitized by Google

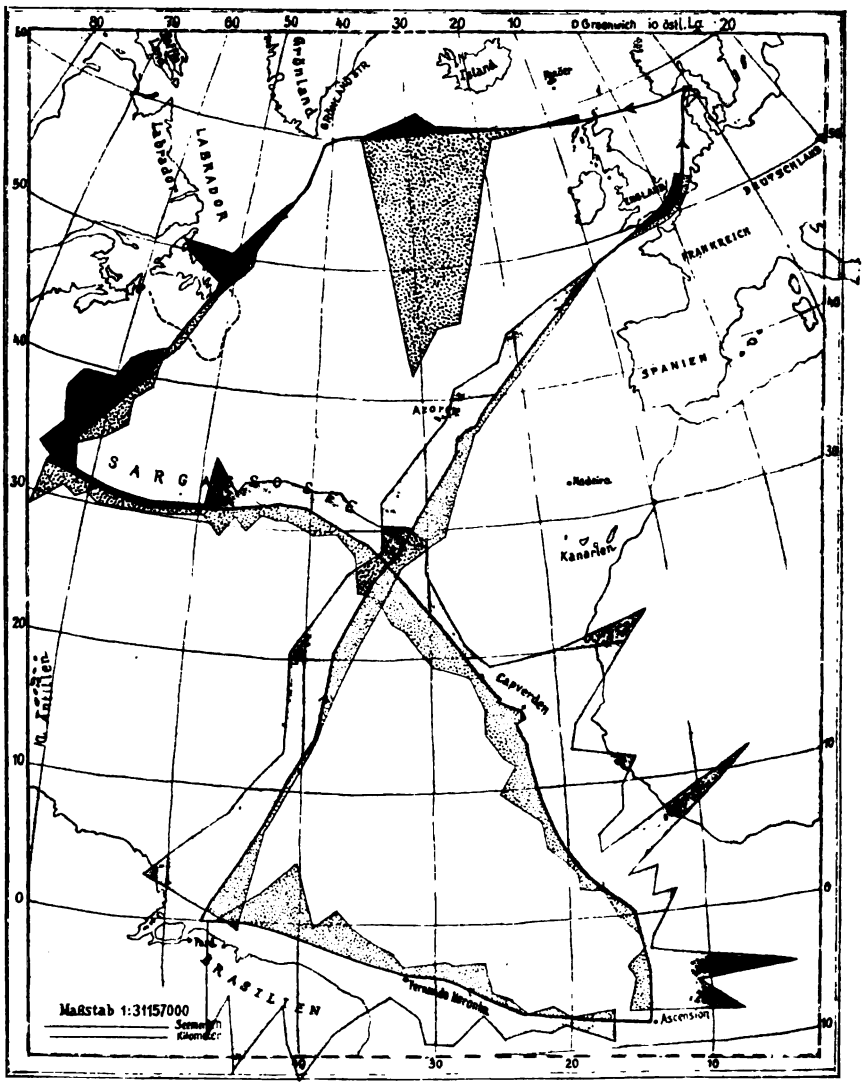


Fig. 255. Quantitative Verbreitung der Appendicularien. (Nach Lohmann.)
Oikopleura (getont); *Fritillaria* (punktiert).

Auch die Doliolen sind in ihrer horizontalen Verteilung wesentlich von der Temperatur beeinflußt, indem die Orte größten Artenreichtums auch solche maximaler Temperaturen sind. Demnach läßt sich im Atlantik eine artenreiche, mittlere Zone und je eine nördliche

Digitized by Google

und südliche doliolenarme Zone unterscheiden. Am weitesten ins kühle Wasser gehen *Doliolum krohni, tritonis, mülleri* und *gegenbauri* (Neumann). Die untere Temperaturgrenze ist für *Doliolum* 10—12° C. Im Nordatlantik konnte Apstein feststellen, daß im Osten die Gattung *Doliolum* reichlich, in der Mitte spärlich vertreten war, im Westen fehlte sie fast vollkommen. Ein ähnliches Verhalten konnte Maas für die craspedoten Medusen feststellen und Lohmann fand bei einer zweimaligen Durchquerung des Nordatlantik ein westliches Gebiet mit *Physalia* und treibendem Golfkraut, ein mittleres mit zahlreichen Pelagien und sehr großen Exemplaren von *Salpa scutigera-confoederata* und ein östliches, „das sich durch den völligen Mangel größerer Auftrieborganismen sehr auffällig von beiden anderen Gebieten unterschied."

Schließlich sind auch die Desmomyarier oder Salpen im engeren Sinne „typische Hochseebewohner, die zum größten Teile in warmem Wasser leben, während nur wenige Arten an kälteres oder kaltes Wasser gebunden sind."

Zu den Warmwasserformen gehören sämtliche Cyclosalpen und alle Arten der Gattung *Salpa*, mit Ausnahme von *Salpa magalhanica*, die wir als Kaltwasserform anzusprechen haben. Sie kommt bezeichnenderweise nur auf der nördlichen Halbkugel vor, wird aber durch Strömungen auch weit äquatorwärts fortgeführt. Von der Discovery-Expedition wurden Salpen noch in der Roß-See gefunden und waren selbst noch in 77°—78° s. B. in wenigen Stücken gesehen worden. Die Warmwasserform *Salpa fusiformis forma echinata* dringt wie *Styliola subula* unter den Pteropoden bis über den 64° s. B. an den Rand des Eises vor. Am weitesten nach Norden, im Atlantik bis in die Höhe der Hebriden, teilweise bis Island und Grönland gehen: *Salpa fusiformis, mucronata* u. *zonaria* (Apstein). Die beiden ersteren gehen im Herbst in den Kanal, *S. fusiformis* gelangt sogar bis in den Skagerrak. Unter den Warmwasserformen sind (innerhalb der gegebenen Grenzen) sicher kosmopolitisch: *Cyclosalpa pinnata, affinis, floridana, Salpa cylindrica, fusiformis* und ihre *forma echinata*, ferner *mucronata, rostrata, zonaria*, wohl auch *amboinensis*. Im östlichen Teile des Atlantik finden sich weit häufiger als im westlichen: *Salpa tilesi* und *confoederata*. Nur auf der südlichen Halbkugel ist weiters noch *Salpa flagellifera* bisher gefunden worden. *Salpa hexagona* ist häufiger im Indik und Pazifik, während sie im Atlantik erst einmal gefangen wurde. Im Mittelmeer sind häufiger als in den Ozeanen: *Salpa maxima, punctata* und *Cyclosalpa virgula*; bis in die Adria gelangen nach Graeffe *Salpa mucronata, fusiformis* und *maxima*.

Digitized by Google

Bezüglich der planktonischen Fischeier (Jungfische dürften sich ähnlich verhalten) konnte Lohmann eine bedeutende Armut des Warmwassergebietes feststellen (Karte, Fig. 256).

Lohmann hat für die einzelnen durchforschten Gebiete Durchschnittswerte berechnet. Es kommen pro 1 qm Oberfläche:

In der westlichen Ostsee	5—65 Eier
In der Nordsee	138—181 „
In der Golfstromtrift etwa zwischen Schottland und westlich von Rockall	0—60 „
In der Irmingersee, den Grönland-, Labrador- und Floridaströmen	0 „
In der Sargassosee	0—1 „
Im Nordäquatorialstrom	0—11 „
Im Guineastrom	0—8 „
Im Südäquatorialstrom	0—51 „

Während wir also in der Nordsee im Durchschnitt unter 1 qm Oberfläche auf 150 Fischeier rechnen können, werden wir im äquatorialen Atlantik im besten Falle nur den dritten Teil davon antreffen. Dabei ist allerdings zu bedenken, daß die Fischeier in der Mehrzahl an die Küste gebunden sind, sonach eigentlich zum neritischen Plankton gehören. Es ist somit sowohl im Norden wie im Äquatorialgebiet das Küstenwasser des Atlantik reicher an Fischeiern als die Hochsee; aber im warmen Gebiet erscheint nach Lohmann der Unterschied geringer. Unter den ozeanischen Fischeiern des Warmwassers sind die der Exocoeten, der „fliegenden Fische", die in über 40 Arten im Pelagial der tropischen und subtropischen Meere leben, und die der *Scomberesox*-Arten, der Makrelenhechte, die häufigsten. Einen gewissen Anhaltspunkt für die horizontale Verteilung der Fischeier wird uns das Vorkommen der erwachsenen pelagischen Fische geben. Dahl achtete während seiner Reise nach dem Bismarckarchipel auf die Häufigkeit der fliegenden Fische und kam dabei zu folgendem Resultate: Eine obere Temperaturgrenze für ihr Vorkommen gibt es nicht, denn bei der hohen Temperatur des Oberflächenwassers von 31,5° C waren sie noch recht zahlreich. Als Temperaturminimum gibt Dahl 25° C an, doch fand ich, allerdings sehr selten, Exocoeten sogar noch in der nördlichsten Adria, also bei noch etwas tieferer Temperatur und in flachem Wasser. Im allgemeinen meiden die Flugfische aber flaches Wasser, und da meist ein flacher Gürtel das Land umgibt, auch die unmittelbare Nähe der Küste. Als Grund könnten die schädlichen, dem Küstenwasser beigemengten Fremdkörper angesehen werden.

Nach der von Ehrenbaum gegebenen Zusammenstellung dürfte kaum ein halbes Dutzend von Jungfischarten im arktischen Plankton

Digitized by Google

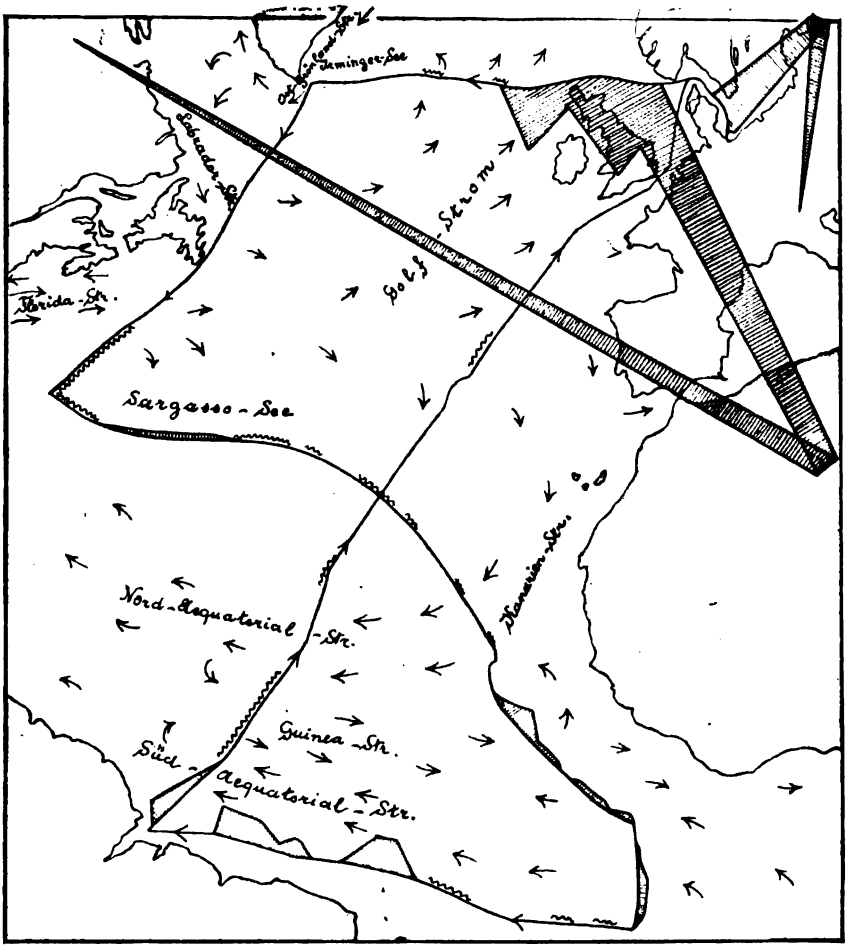


Fig. 256. Quantitative Verbreitung planktonischer Fischeier. (Nach Lohmann.)
Mengen der mit dem quantitativen Netz gefangenen Eier (schraffiert); Fischeier mit den Vertikalnetzen gefangen; nicht quantitativ (Wellenlinie).

leben; aus der Antarktis führt Dollo nur zwei pelagische Fische an, *Scopelus antarcticus* und *Pleurogramma*, die innerhalb des südlichen Polarkreises von der „Belgica" gefunden wurden. Bipolarität könnte nur für die beiden sehr nahe verwandten Arten *Myctophum arcticum* und *parallelum* angenommen werden (Brauer).

Die Hauptmasse der superfiziellen wie der bathypelagischen Fische ist jedenfalls auf die wärmeren Zonen beschränkt. Bezüglich der horizontalen Verbreitung der pelagischen Tiefseefische kommt Brauer zu

Digitized by Google

dem Resultate, „daß es auch heute in dem Bathypelagial verschiedene Lebensbezirke, wenn auch nicht in so hohem Grade wie in bezug auf das Benthos, geben muß, doch kann die Richtigkeit dieser Ansicht erst durch künftige Expeditionen erwiesen werden.“ Auffallend ist, daß z. B. die früher schon erwähnte gemeine *Cyclothone livida* ausschließlich an der westafrikanischen Küste gefunden wurde.

* * *

Wir haben uns in der Darstellung der horizontalen Verbreitung des ozeanischen Planktons fast ausschließlich auf den Atlantik beschränken müssen, dessen Nordhälfte am besten durchforscht ist. Nur gelegentlich konnte auch der Indik zum Vergleich herangezogen werden, während wir über die geographische Verbreitung des pazifischen Planktons am schlechtesten unterrichtet sind. Indessen lassen die wenigen Stichproben heute schon erkennen, daß sowohl an den Polen wie am Äquator ein fast ausnahmslos[1]) einheitliches Plankton alle Meere belebt: es ist in der Arktis und Antarktis zirkumpolar, in den Warmwassergebieten zirkumäquatorial, und auch in den Übergangsgebieten dürfte die Zahl der universell verbreiteten Arten sich mit der fortschreitenden Erforschung des Hochseeplanktons noch erheblich vergrößern.

Jedenfalls berechtigen uns die gegenwärtigen Kenntnisse der Bionomie des atlantischen Planktons auf die Verbreitung des Planktons aller anderen Meere Schlüsse zu ziehen.

Mit großer Schärfe heben sich aus allen Detailuntersuchungen als drei Hauptbezirke des Hochseeplanktons: das Warmwassergebiet und das nördliche und südliche Kaltwassergebiet ab, die durch die Übergangsgebiete der gemäßigten Zonen voneinander geschieden sind.

Ferner hat sich eine so große Abhängigkeit der verschiedenen Bezirke des „Pelagials“ von den Meeresströmungen ergeben, daß die Verbreitung des Planktons geradezu nur durch das Studium der großen Zirkelströme verständlich wird.

Wenn wir es nun im folgenden versuchen, die einzelnen Verbreitungsgebiete des Hochseeplanktons scharf zu begrenzen, müssen wir im Auge behalten, daß wir nur ein allgemeines Schema liefern können, dem sich die einzelnen Arten nicht restlos einfügen lassen. Wir haben früher erwähnt, daß die einzelnen Planktonten in sehr verschiedener Weise den äußeren Lebensbedingungen angepaßt sind, wir haben eurytherme und euryhaline, stenotherme und stenohaline Planktonten unterschieden.

Nun liegt es aber im Wesen des Planktons, willenlos von den

1) Auf die Ausnahmen (z. B. Ceratien, Salpen) haben wir früher hingewiesen.

Digitized by Google

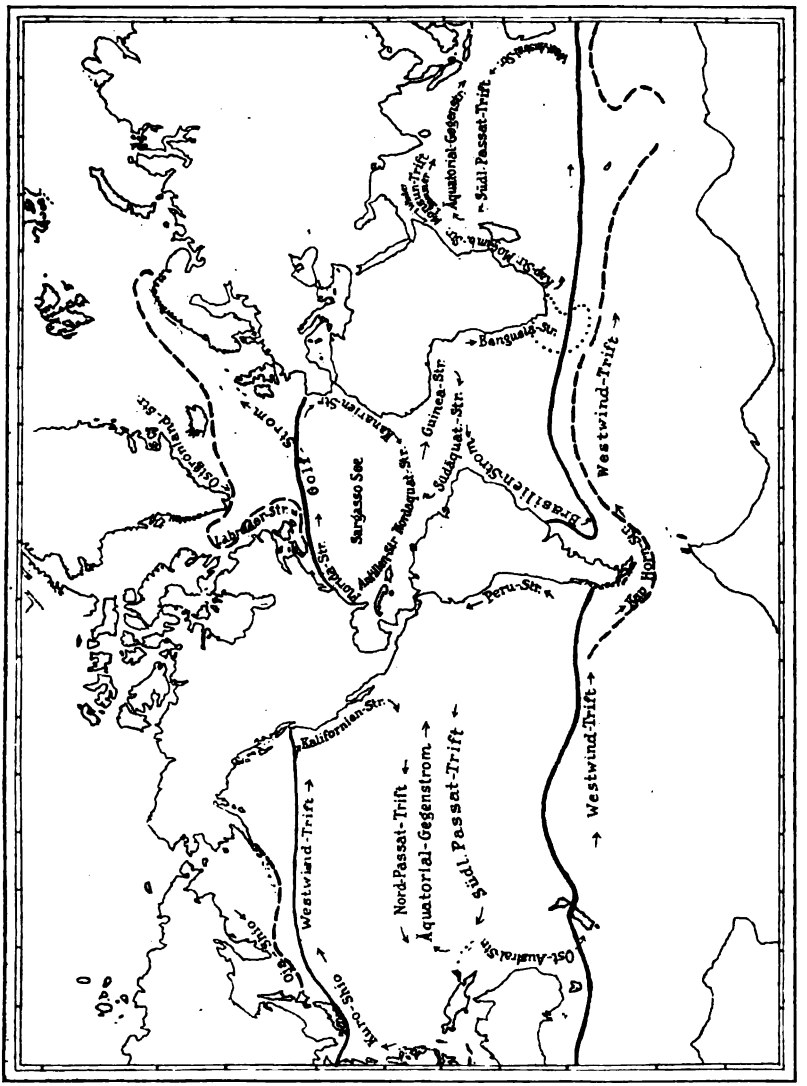


Fig. 257. Die wichtigsten Meeresströmungen und die Hauptregionen des ozeanischen Planktons. (Nach Meisenheimer.)

Strömungen mitgeführt zu werden aus Zonen gleichmäßig tropischen oder polaren Klimas in Gebiete mit großen jahreszeitlichen Schwankungen und umgekehrt.

Nur wenn der Übergang ein unvermittelter ist, wenn etwa kalte und warme Ströme aneinanderprallen, werden die Planktonten des einen wie des anderen Stromes rasch abgetötet und damit scharfe

Digitized by Google

Verbreitungsgrenzen sich ergeben. Ein extremer Fall ist in dieser Hinsicht das „südafrikanische Mischgebiet“ (Meisenheimer), in dem warme, laue, kühle und kalte Ströme zusammentreffen.

Die Mehrzahl der Planktonten, die an die Berührungsstelle zweier Ströme mit heterogenen Lebensbedingungen getrieben werden, sterben sofort ab, und ein dichter kontinuierlicher Leichenregen fällt an diesen Stellen in die Tiefe. Ist dagegen der Übergang kein so schroffer, dann wird sich immer noch wenigstens ein Bruchteil unter den für die betreffende Art ungünstigen Verhältnissen erhalten können: diese Planktonten werden noch leben können, wenn sie sich auch vielleicht nicht mehr fortzupflanzen vermögen. Die Avantgarden in fremden Gebieten, deren allmähliche Dezimierung nur die Planktonstatistik genau nachweisen kann, werden aber auch eine strenge Abgrenzung der einzelnen Gebiete unmöglich machen. Endlich werden auch jahreszeitliche Verschiebungen der Grenzen zu bemerken sein.

Versuchen wir nun in der eben erörterten Einschränkung die einzelnen Lebensbezirke des ozeanischen Planktons auf Grund der Strömungsverhältnisse zu skizzieren, so ergibt sich folgendes Schema (Karte, Fig. 257).

I. Die zirkumpolare arktische Region.

Ihre Südgrenze setzt im Westatlantik an der Südspitze Neu-Schottlands an der nordamerikanischen Küste ein, geht am Ostrand der kalten Labradorströmung entlang in die Davisstraße hinein, dann südlich an Grönland und Island vorbei parallel der norwegischen Küste, doch ziemlich entfernt von ihr, zum Nordkap. Im Pazifik zieht sie ungefähr von Japan den Kurilen und Aleuten entlang zur Halbinsel Alaska.

II. Das nördliche Übergangsgebiet.

a) Das nordatlantische Übergangsgebiet. Seine Südgrenze geht vom Kap Hatteras dem Golfstrom und der Westwindtrift entlang an die Westküste Spaniens.

b) Das nordpazifische Übergangsgebiet. Seine Südgrenze verläuft südlich von Korea dem Kuro-Shio und der Westwindtrift folgend gegen Vancouver.

III. Die zirkumäquatoriale Warmwasserregion.

Ihre Südgrenze geht im Atlantik von der südamerikanischen Küste etwa vom 33° s. B. zunächst südlich, der Brasilströmung folgend, dann nach Osten der südatlantischen Westwindtrift entlang etwa auf 40° s. B. nach Osten an der Südspitze Afrikas und Tasmaniens

Digitized by Google

vorbei zum Pazifik, bei Neuseeland zwischen der Nord- und Südinsel durch, der südpazifischen Westwindtrift folgend nach Chile, wo sie bei etwa 45° s. B. endet.

In dieser Warmwasserregion haben wir noch zu unterscheiden:

a) Die tropischen Subregionen. Sie umfassen die Passattriften und ihre Gegenströmungen, wobei im Indik dem Nordäquatorialstrom die Monsun-Trift entspricht.

b) Die nördlichen subtropischen Subregionen, im Atlantik vorzüglich durch die Sargassosee und das ihr in so vieler Hinsicht ähnliche Mittelmeerbecken repräsentiert, im Pazifik durch die der Sargassosee entsprechende Halostase.

c) Die südlichen subtropischen Subregionen, das artenreichere Gebiet der südatlantischen, indischen und südpazifischen Halostasen.

IV. Das südliche Übergangsgebiet,

dessen Südgrenze der Warmwassergrenze wohl annähernd parallel läuft, nur zweimal, südlich vom Kap Horn nach der Westantarktis und dann um die Kerguelen nach der Gauß-Station am antarktischen Festlandsrand nach Süden ausbiegt.

Das südafrikanische Mischgebiet Meisenheimers, an der Südwestspitze des Kontinentes, wollen wir wegen der eigenartigen Verhältnisse, die durch das Zusammentreten warmer, lauer, kühler und kalter Ströme gegeben sind, hier als besondere Subregion anschließen.

V. Die zirkumpolare antarktische Region

mit ihrer in vieler Hinsicht an die arktische Region erinnernden Planktonwelt.

* * *

An dieser Stelle möge es gestattet sein, noch kurz der eigenartigen Beziehungen der arktischen und antarktischen Planktonwelt zueinander zu gedenken und die Hypothesen zu skizzieren, die zur Erklärung der auffallenden Ähnlichkeit der arktischen und antarktischen Planktonten aufgestellt wurden (Bipolarität des Planktons).

1. Pfeffer-Murrays Reliktenhypothese.

Wie wir schon früher (s. S. 452 u. f.) erwähnten, steht die Auflösung einer vortertiären, universellen Warmwasser-Planktonwelt in die rezente Planktonfauna und -flora mit ihrer zonaren Verteilung nach Pfeffer in Zusammenhang mit klimatischen Veränderungen und zwar hat die an den Polen beginnende Abnahme der Temperatur und eine größere

Digitized by Google

Einförmigkeit der Lebensbedingungen hemmend auf die Umbildungsfähigkeit gewirkt, so daß die ursprüngliche Identität oder Ähnlichkeit der Arten an beiden Polen besser bewahrt wurde, während ihre Ähnlichkeit mit den tropischen Stammformen, die sich in dem wechselvollen Kampf ums Dasein in den warmen Gegenden stärker veränderten, mehr und mehr verloren ging. Es blieben somit von der einheitlichen tertiären Planktonwelt in gleichen Breiten der nördlichen und südlichen Halbkugel gleiche oder annähernd gleiche Relikte zurück, „d. h. also, ganz theoretisch betrachtet, werden die arktische und antarktische, die boreale und notiale, die nördliche und südliche gemäßigte Zone unter sich eine große Ähnlichkeit aufweisen, trotzdem sie räumlich voneinander getrennt sind".

2. Ortmann-Chunsche Migrationshypothese.

Ortmann bezweifelt die von Pfeffer gemachte Annahme einer Abnahme der Umbildungsfähigkeit bei polaren Tieren. Die Umänderungen der klimatischen Verhältnisse an den Polen und von dort äquatorwärts vorschreitend, mußten notwendigerweise durch folgende Hauptstufen gehen:

1. Hohe (tropische) Temperatur mit geringen Schwankungen.
2. Zunahme der Schwankungen mit geringer Abnahme des Mittels.
3. Starke Schwankungen verbunden mit starker Abnahme des Mittels.
4. Abnehmende bis geringe Schwankungen und niedrigstes Mittel.

„Diesen Wechsel mußten aber gerade die polaren Organismen durchmachen, während die tropischen im allgemeinen stets unter der ersten Bedingung verblieben." Die physikalischen Charaktere der Nord- und Südpolarmeere sind, wie wir gehört haben, durchaus nicht völlig gleich.

„Wenn also auch die klimatischen Umänderungen auf beiden Erdhälften ziemlich parallel waren, so haben wir doch allen Grund, anzunehmen, daß auf jeder von ihnen andere weitere Bedingungen maßgebend waren, und wir müssen notgedrungen in den beiden, voneinander separierten Polargegenden eine divergente Entwicklung der Fauna annehmen." Selbst wenn die polaren Formen miteinander näher verwandt sind als mit den tropischen Formen, so erscheint es doch Ortmann höchst unwahrscheinlich, daß auf Grund der von Pfeffer angeführten zonaren Klimaänderungen identische Arten als „Relikte" in beiden Polarmeeren erhalten bleiben können.

Das Vorhandensein einiger bipolarer, also vollkommen identischer Arten erklärt Ortmann vielmehr durch Migration der Bewohner eines Poles zum andren. Diese Migrationshypothese, die Ortmann zunächst nur auf Grund von Beobachtungen bipolarer, litoraler Decapoden aufgestellt hatte, dehnte Chun auf das arktische und antark-

Digitized by Google

tische Plankton aus. Chun behauptet, daß heute noch eine beständige Mischung der bipolaren Planktonten auf dem Wege der Tiefsee sich vollzieht. Das Tiefseeplankton der Warmwassergebiete weist nämlich nach Chun außer den ihm eigentümlichen Tiefseeformen und den aus oberflächlichen Schichten niedersinkenden Spezies auch noch solche Arten auf, die in den polaren Gebieten an der Oberfläche angetroffen werden. Chun stützt seine Hypothese hauptsächlich auf die Art der Verbreitung von *Fritillaria borealis* und *Krohnia* (*Sagitta*) *hamata*; letztere ist aber nur eine weit verbreitete Tiefseeform (Kükenthal), erstere kosmopolitisch, bildet aber allerdings an den beiden Polen eine *„forma typica"*, die sich von den Formen des Warmwassergebietes unterscheidet (Lohmann).

Wenn auch künftig eine Kommunikation der Arktis und Antarktis durch die Tiefsee der Tropen in einwandfreierer Weise als bisher gefunden werden sollte[1]), bliebe noch die Frage zu lösen, wie die Verbreitung jener auf das nördliche und südliche Übergangsgebiet oder auf die entsprechenden subtropischen Subregionen beschränkten Planktonten zu erklären ist, die sicher unter dem Gleicher, auch in tieferen Schichten, nicht vorkommen. Auf diese Frage gibt uns die folgende Hypothese Antwort.

3. Meisenheimers Migrationshypothese.

Auf Grund seiner Pteropodenstudien kommt Meisenheimer zu dem Resultate, daß die heute bipolaren Formen von äquatorialen Arten abstammen, die sich nach beiden Polen unter allmählicher Aufgabe des ursprünglichen Wohngebietes ausbreiteten.

Er unterscheidet folgende Stufen:

1. Von dem einheitlichen Wohngebiet der äquatorialen Warmwasserzone bevorzugt ein Teil der Formen dauernd die wärmsten, zentralen Gebiete, während die weniger stenothermen Formen die gesamte Warmwasserzone gleichmäßig bewohnen.

2. Mit zunehmender Anpassung an die kühleren Stromgebiete und zugleich zunehmender Abneigung gegen die wärmste Zone kommt eine größere Ansammlung an dem Nord- und Südrand des Warmwassergebietes zustande, ohne daß zunächst die Verbindung dieser beiden Wohnbezirke im mittleren, äquatorialen Teile unterbrochen ist.

3. Der Zusammenhang der Verbreitungsgebiete auf der nördlichen und südlichen Hemisphäre lockert sich immer mehr und zer-

1) Nach Popofsky leben in der Antarktis einige bipolare Radiolarien, die in den tiefen, niedrig temperierten Wasserschichten kosmopolitische Verbreitung haben dürften.

Digitized by Google

reißt schließlich: es wird eine diskontinuierliche Verbreitung der betreffenden Arten geschaffen, die also aus einem völligen Zurückziehen aus den äquatorialen Gebieten hervorging.

4. Die Anpassung an kühlere Stromgebiete hat zugenommen, die Fähigkeit des Aufenthaltes in warmen Gewässern ist dagegen verloren gegangen, und so breitet sich nun zwischen der nördlichen und südlichen Verbreitungszone der mächtige Gürtel der warmen Strömungen als trennende Schranke aus.

5. Die letzte Stufe bilden dann endlich die polaren, Arktis und Antarktis zugleich bewohnenden Formen, bei welchen Anpassung an kalte Gebiete und Zurückweichen aus wärmeren Zonen am extremsten in Erscheinung treten

Die einzelnen Etappen dieser nach den Polen gerichteten Wanderung treten uns in der gegenwärtigen Verbreitung der einzelnen Pteropoden-Arten sowohl wie in der vieler anderer Planktonten klar vor Augen. Ich erinnere hier nur an die eigenartige Verbreitung der Warmwasserform *Copilia*. *Copilia vitrea* ist am meisten eurytherm und gleichmäßig über das ganze (früher näher bezeichnete) Gebiet verbreitet. *Copilia mirabilis*, extrem stenotherm, kommt nur in der tropischen Subregion vor, *C. mediterranea* endlich fehlt hier im Atlantik wie im Indik vollkommen: Die Trennung in ein nördliches und südliches, subtropisches Verbreitungsgebiet hat sich bei dieser Art bereits vollzogen, und auf der südlichen Hemisphäre hat sich gar — entsprechend den von der nördlichen so verschiedenen und der Artbildung entschieden günstigeren Lebensbedingungen — von der *C. mediterranea* eine neue Art abgespalten, *C. hendorffi*, die am weitesten nach Süden vordringt.

Eine Reliktenhypothese in etwas anderer Fassung und Meisenheimers Migrationshypothese ließen sich vielleicht ungezwungen verbinden, wenn wir uns an die früheren Ausführungen über das Urplankton und das Neoplankton erinnern.

Die Reliktenhypothese würde dann den Rückzug des Urplanktons nach dem Äquator behandeln, die Migrationshypothese dagegen sich mit dem Vordringen des seit der Tertiärzeit vom Äquator polwärts wandernden Neoplanktons zu befassen haben.

Literatur.

1. Apstein, C. (s. p. 226 Nr. 1).
2. Apstein, C. Alciopiden u. Tomopteriden. Erg. Pl.-Exp. Bd. 2. H. b. 1900.
3. Apstein, C. (s. p. 97 Nr. 3).
4. Apstein, C. Salpen. Deutsche Südpolar-Expedition. Bd. 9. Zoologie. 1906.
5. Borgert, A. Verteilung der Doliolen. Erg. Pl.-Exp. Bd. 2. E. a. C. 1894.

Digitized by Google

6. Borgert, A. (s. p. 381 Nr. 6).
7. Brandt, C. (s. p. 226 Nr. 8).
8. Brandt, C. (s. p. 226 Nr. 11).
9. Brauer, A. (s. p. 84 Nr. 3).
10. Carlgren, O. Actinienlarven. Nord. Plankton. 5. Lfrg. XI. 1906.
11. Chun, C. Siphonophoren. Erg. Pl.-Exp. Bd. 2. K. b. 1897.
12. Chun, C. (s. p. 71 Nr. 10).
13. Chun, C. Ctenophoren. Erg. d. Pl.-Exp Bd. 2. K. a. 1898.
14. Chun, C. (s. p. 381 Nr. 14).
15. Cleve, P. A. (s. p. 120 Nr. 11).
16. Cleve, P. A. The seasonal distribution of Atl. Plankton Organism. Göteborg, D. F. Bonneviers Tryck Aktiebolag, 1901 (1900).
17. Dahl, F. (s. p. 71 Nr. 12).
18. Dahl, F. (s. p. 332 Nr. 15).
19. Dahl, F. Die Verbreitung der Tiere auf hoher See. I, II. Sitzber. Akad. Berlin 1896 u. 1898.
20. Dana, J. D. (s. p. 71 Nr. 13).
21. Doflein, F. (s. p. 17 Nr. 6).
22. Dollo, L. (s. p. 382 Nr. 17).
23. Ehrenbaum, E. (s. p. 227 Nr. 16).
24. Entz, G. jun. B. z. K. d. Peridineen. Math. Nat. Ber. Ungarn. Bd. 20. 1905.
25. Fischer, B. (s. p. 120 Nr. 14).
26. Fowler, G. H. The Chaetognatha of the Siboga-Expedition. Siboga-Exp. 21. Monographie. 1906.
27. Fowler, G. H. Chaetognatha. Results National Antarctic Exp. Bd. 3. 1907.
28. Gardiner, J. S. (s. p. 274 Nr. 19).
29. Giesbrecht, W. (s. p. 71 Nr. 19).
30. Gough, L. H. On the distribution and the migrations of Muggiaea atlantica Cunnigham in the English Channel . . . Publ. Circonst. Conseil Intern. Expl. Mer. Nr. 29. 1905.
31 Graeffe, E. (s. p. 97 Nr. 18).
32. Gran, H. H. (s. p. 172 Nr. 13).
33. Haecker, V. (s. p. 227 Nr. 23).
34. Haecker, V. (s. p. 227 Nr. 25).
35. Haecker, V. Über Tiefseeradiolarien. Protok. Monatsber. d. geol. Ges. Bd. 9. 1905.
36. Haecker, V. (s. p. 237 Nr. 10).
37. Hansen, H. S. (s. p. 437 Nr. 21).
38. Hansen, H. S. (s. p. 332 Nr. 30).
39. Hjord, S. and Gran, H. H. Currents and Pelagic Life in the Northern Ocean. Bergens Museum Skrifter. Bd. 6. 1899.
40. Hodgsen, T. V. Preliminary report of the biological collections of the „Discovery". Results of the nat. antarct. Exp. V. Geograph. Journal Bd. 25. 1905.
41. Immermann, F. (s. p. 382 Nr. 39).
42. Karsten, G. (s. p. 227 Nr. 28).
43. Karsten, G. Über das Phytoplankton der deutschen Tiefsee-Exp. Arch. Hydrobiol. Bd. 1. 1906.
44. Karsten, G. (s. p. 290 Nr. 22).

Digitized by Google

45. Kükenthal, W. Forschungsreise in das europäische Eismeer. 1889. Deutsche geogr. Blätter. Bd. 13. 1890.
46. Kükenthal, W. Die marine Tierwelt des arktischen und antarktischen Gebietes in ihren gegenseitigen Beziehungen. Veröffentl. d. Inst. f. Meereskunde u. d. geogr. Inst. a. d. Univ. Berlin. Heft 11. 1906.
47. Laackmann, H. Antarktische Tintinnen. Zool. Anz. Bd. 31. 1907.
48. Lohmann, H. (s. p. 227 Nr. 37).
49. Lohmann, H. (s. p. 17 Nr. 12).
50. Lohmann, H. Untersuchungen üb. die Tier- u. Pflanzenwelt sowie üb. d. Bodensedimente des Nordatlantischen Ozeans. . . . Sitzb. Akad. Berlin. Bd. 26. 1903.
51. Lohmann, H. (s. p. 227 Nr. 39).
52. Lohmann, H. Die Appendikularien d. arkt. u. antarkt. Gebiets. . . . Zool. Jahrb. Suppl. 8. 1905.
53. Maas, O. (s. p. 382 Nr. 51).
54. Meisenheimer, J. (s. p. 382 Nr. 52).
55. Meisenheimer, J. Die arktischen Pteropoden. Fauna artica. Bd. 4. Lfg. 2. 1905.
56. Meisenheimer, J. Die tiergeographischen Regionen des Pelagials. Zool. Anz. Bd. 29. 1906.
57. Meisenheimer, J. Die Pteropoden d. deutsch. Südp.-Exp. Deutsche Südpolar-Exp. Bd. 9. Zoologie. 1906.
58. Möbius, C. Die äußeren Lebensverhältnisse d. Seetiere. Vers. d. deutsch. Naturf. Hamburg 1876.
59. Moser, F. Neues über Ctenophoren. Zool. Anz. Bd. 31. 1907.
60. Mortensen, T. (s. p. 228 Nr. 43).
61. Müller, G. W. (s. p. 228 Nr. 45).
62. Neumann, G. (s. p. 382 Nr. 54).
63. Ortmann, A. E. (s. p. 72 Nr. 32).
64. Ortmann, A. E. Über Bipolarität in der Verbreitung mariner Tiere. Zoolog. Jahrb. Syst. Bd. 9. 1897.
65. Ortmann, A. E. (s. p. 437 Nr. 41).
66. Ortmann, A. E. (s. p. 437 Nr. 42).
67. Ostenfeld, C. Plankton, in Knudsen, M. og Ostenfeld, C. Jagttagelser over Overfladevandets Temp., Salthold. og Plankton paa islandske og grönlandske Skibsrouter i 1899 . . . Meddelels. om Grönland. 1900.
68. Pfeffer, G. (s. p. 456 Nr. 31).
69. Plehn, M. Polycladen, Erg. Pl.-Exped. Bd. 2. H. f. 1896.
70. Popofsky, A. (s. p. 228 Nr. 50).
71. Popofsky, A. Die nordischen Acantharien. 1. Theil. Nord. Plankton. 3. Lfrg. XVI. 1905.
72. Popofsky, A. (s. p. 237 Nr. 19).
73. Popofsky, A. Acantharien. 2. Th. Nord. Plankton. 6. Lfrg. XVI. 1907.
74. Popofsky, A. Über die Acanthometriden d. indisch. u. atl. Ozean. Arch. f. Protistenk. Bd. 7. 1906.
75. Reibisch, J. (s. p. 383 Nr. 58).
76. Reibisch. J. (s. p. 333 Nr. 59).
77. Rennie, J. Tentacles of an antarct. siphonophore. National Antarct. Exp. Bd. 3. 1907.
78. Rhumbler, L. (s. p. 228 Nr. 51).

Digitized by Google

79. Römer, F. Siphonophoren. Fauna arctica. 1901.
80. Römer, F. (s. p. 395 Nr. 30).
81. Sars, G. O. Indberetninger til Departement for det Indre om de af ham i Aarene 1864—1878 . . . Christiania 1879.
82. Sars, G. O. Crustacea. The norweg. North Polar Expedition 1893—96. 1900.
83. Schaudinn, F. u. Römer, F. (s. p. 121 Nr. 41).
84. Schiemenz, P. (s. p. 228 Nr. 52).
85. Schröder, B. (s. p. 383 Nr. 61).
86. Schröder, B. Beiträge z. K. d. Phytoplanktons warmer Meere. Vierteljahressch. Natur. Ges. Zürich 1906.
87. Schütt, F. (s. p. 8 Nr. 22).
88. Schütt, F. (s. p. 228 Nr. 56).
89. Seeliger, O. (s. p. 228 Nr. 59).
90. Semper, K. Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere. Leipzig, Brockhaus 1880.
91. Simroth, H. (s. p. 228 Nr. 61).
92. Simroth, H. (s. p. 228 Nr. 62).
93. Simroth, H. Gastropoda prosobranchia. In: Bronns Kl. u. Ordgn. d. Tier-Reiches Bd. 3. Mollusca 2. Abth. 1896—1907.
94. Steinhaus, O. Die Verbreitung der Chaetognathen im südatl. u. ind. Ozean. Kieler Dissert. Hamburg 1896.
95. Steuer, A. Copepoden der Valdivia-Expedition. (II. Beitrag.) Zool. Anz. Bd. 31. 1907.
96. Strodtmann, S. Die System. der Chaetognathen u. d. Verbreitg. d. einz. Arten im nordatl. Ozean. Arch. f. Naturg. Bd. 58. 1892.
97. Strodtmann, S. Die Chaetognathen. Nord. Pl. 3. Lfrg. X. 1905.
98. Techet, C. Über die marine Vegetation des Triester Golfes. Abh. k. k. zool.-bot. Ges. Wien. Bd. 3. 1906.
99. Thilenius, G. Ergebnisse einer Reise durch Ozeanien. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 17. 1903.
100. van Beneden, E. Antozoen, Erg. Pl.-Exp. Bd 2. K. e. 1898.
101. Vanhöffen, E. Unters. üb. semaeost. u. rhizostom. Medusen. Bibl. Zoologica. H. 3. 1888.
102. Vanhöffen, E. (s. p. 187 Nr. 22).
103. Vávra, W. (s. p. 383 Nr. 68).
104. Vosseler, J. (s. p. 383 Nr. 69).
105. Walter, A. (s. p. 121 Nr. 48).
106. Wille, N. (s. p. 101 Nr. 14).
107. Wille, N. (s. p. 456 Nr. 40).
108. Zelinka, C. Die Rotatorien der Pl.-Exp. Erg. d. Pl.-Exp. Bd. 2. H. a. 1907.

2. Die geographische Verbreitung des Limnoplanktons.

Das Alter der gesamten Organismenwelt des Süßwassers, des Limnobios, ist jedenfalls ein sehr hohes. Die erste Einwanderung aus dem Meere mag wohl stattgefunden haben, sobald die Scheidung in Salz- und Süßwasser sich vollzogen hatte. „Aus dem Devon und

Digitized by Google

der Kohle sind Süßwasserformen nachgewiesen, aber einerseits bieten sie zu wenig, um ein Bild der Entwicklung des Limnobios zu ermöglichen, andererseits stehen sie der heutigen Süßwasserfauna zu fern, als daß sie sich im Zusammenhange mit ihr betrachten ließen." Erst vom oberen Jura an haben wir von einer ziemlich ununterbrochenen Entwicklung der Süßwasserfauna bis auf unsere Tage einigermaßen sichere Kunde (Pfeffer). Wir werden annehmen dürfen, daß die gesamte Lebewelt des Süßwassers von einer alten Brackwasserfauna und -flora abstammt. Diese ist noch heute in den Tropen einheitlich ausgebildet, war es früher auch in gemäßigteren Klimaten und muß es gewesen sein, weil sie sich ja aus der alten, einheitlichen Lebewelt des Litorales ableitet. Es stammt also, schließt Pfeffer, die Einheitlichkeit der Süßwasserfauna ab von der Einheitlichkeit ihrer Mutterfauna, der Brackwasserfauna, und die Einheitlichkeit der letzteren von der Stammutterfauna aller anderen Faunenkategorien, der alten, einheitlichen Litoralfauna. Jedenfalls wird auch hier die tertiäre Klimabildung auf die Einwanderung der Brackwasser- bzw. litoralen Organismen ins Süßwasser von größtem Einfluß gewesen und wie im Meerwasser so auch im Süßwasser für die Entwicklung des fluvialen Lebensbezirkes von fundamentaler Bedeutung gewesen sein. Die Neunaugen des Süßwassers, Ganoiden und Dipnoer unter den Fischen, die Astaciden unter den Krebsen imponieren uns als Vertreter einer alten Süßwasserfauna, während wir den bekannten Süßwasserpolypen *Cordylophora lacustris* als Vertreter der jüngeren Süßwasserfauna ansprechen. Schwieriger und noch wenig ventiliert ist die Frage, ob sich eine solche Scheidung in „alte" und „neue" Formen auch im Limnoplankton durchführen läßt. Brehm wurde durch einen Vergleich des Hali- und Limnoplanktons darauf geführt, auch in letzterem gewisse jüngere Elemente zu unterscheiden, die noch Verwandte im Salzwasser besitzen (Copepoden, Polyphemiden) und ältere Elemente, die heute mehr oder weniger ausgesprochene Süßwasserformen sind, die vielfach, weil altertümlich, auch noch ursprünglichere Merkmale zeigen, z. B. die Rotatorien, die auf dem *Trochophora*-Stadium stehen; auch die Cladoceren (mit Ausnahme der Polyphemiden) werden wir diesen älteren Elementen des Süßwasserplanktons zuzählen können; sie alle dürften vor sehr langer Zeit eingewandert sein, so daß ihre marinen Verwandten inzwischen ausgestorben sind oder diese sowie sie selbst Umwandlungen erfahren haben, die ihre Zusammengehörigkeit unkenntlich gemacht haben.

Larvenmangel ist ein Hauptmerkmal des Süßwasserplanktons gegenüber dem Haliplankton — freilich kein durchgehendes. Unserem

Digitized by Google

Flußkrebs fehlt das freischwärmende Mysisstadium seiner marinen Verwandten. Auch der Mehrzahl der Cladoceren und den Rotatorien fehlen Larvenformen, also gerade jenen Planktonten, die wir auch aus anderen Gründen als alte Einwanderer ins Süßwasser bezeichneten.

Ihnen stellen wir solche im Süß- und Meerwasser gleichzeitig vorhandene Familien gegenüber, die als spätere Einwanderer ins Süßwasser noch nicht Zeit hatten, die Larvenbildung zu unterdrücken oder in die Eientwicklung zurückzuverlegen: diese Formen zeichnen sich demnach durch den Besitz freier Larven aus, so die Copepoden durch ihren Nauplius, die Polyphemiden durch die einzige Cladocerenlarve des Süßwassers, den Metanauplius der *Leptodora*[1]), die Lamellibranchiaten durch die Glochidien und Lasidien sowie durch die Dreyssensialarve. „Im letzteren Falle sehen wir bei den älteren Teichmuscheln bereits eine Rückbildung der Larve durch parasitische Lebensweise angebahnt, während die erst in historischer Zeit, sozusagen vor unseren Augen ins Süßwasser eingedrungene *Dreyssensia* unveränderte pelagische Larven besitzt."

Wenn auch heute kein Zweifel mehr darüber besteht, daß das Limnoplankton in letzter Linie aus dem Meere stammt, so ist doch die Frage nach der Art der Einwanderung in allen Details noch durchaus nicht endgültig gelöst.

Der italienische Forscher P. Pavesi glaubte bereits den marinen Ursprung des Limnoplanktons erkannt zu haben. Indem er aber den Begriff des „marinen Charakters" in anderem Sinne auf fast alle pelagischen Formen ausdehnte und alle jene Seen, in denen sich eine „pelagische Fauna" konstatieren ließ, schlechtweg als „Reliktenseen", d. h. als Überbleibsel ehemaliger Fjorde, abgesperrter Meeresarme, als sog. „Exklaven des Meeres" ansah, kam er zu unhaltbaren Konsequenzen. Nach Pavesis Reliktentheorie hätten selbst hochgelegene Alpenseen und Kraterseen als Exklaven des Meeres aufgefaßt werden müssen, und erst Credner machte darauf aufmerksam, daß man nur dann eine Entstehung einer Reliktenfauna an Ort und Stelle annehmen darf, wenn die geologische Geschichte, die Genesis des Sees, es zuläßt. Mit dem Plankton solcher tatsächlichen Reliktenseen werden wir uns im folgenden noch zu befassen haben.

Vorläufig werden wir uns damit begnügen hinzuweisen, daß jedenfalls die Besiedelung unserer Süßwässer in der Ebene und zwar in Küstennähe einsetzte. Wir haben uns vorzustellen, daß da und dort

1) Wesenberg-Lund hält den *Leptodora-Nauplius* allerdings für eine neue Erwerbung, eine Anpassung an das Leben in der pelagischen Region; nach ihm ist auch *Leptodora* mit den Polyphemiden nicht näher verwandt (s. S. 323 unten).

Digitized by Google

ein Meeresabschnitt durch irgendein geologisches Ereignis den Zusammenhang mit dem Ozean einbüßte; der stetige Zufluß süßen Wassers durch die Flüsse verdünnte den Salzgehalt soweit, daß sich die widerstandsfähigeren Planktonten diesem Wechsel anzupassen vermochten und schließlich zu reinen Limnoplanktonten wurden. Auch über die Frage, an welchen Punkten der Erde etwa die hauptsächlichsten Eingangspforten zu suchen wären, hat man sich Gedanken gemacht. Die einen denken an die großen, tropischen Ströme, weil man beobachtet hat, daß sie in höherem Maße als die Flußläufe des gemäßigten Klimas Meerestiere aller Art weit stromaufwärts beherbergen. Allein die eigenartige Planktonfauna dieser Gebiete (*Bosminopsis, Pseudodiaptomus*) ließe sich viel leichter, wie Brehm behauptet, als aus Auswanderern aus dem Süßwasser ins Meer bestehend deuten. De Guerne und Richard ließen daher die Einwanderung vom Norden her erfolgen; hier wird ja der Salzgehalt des Meerwassers infolge der schmelzenden Schnee- und Eismassen zeitweilig stark vermindert und so an die arktischen Meerestiere die Anforderung gestellt, starke Schwankungen im Salzgehalt ertragen zu können. Solche euryhaline Tiere sind dementsprechend viel mehr befähigt, in den Unterlauf der Flüsse und in Lagunengebiete arktischer Küsten einzuwandern. Allein es kann sich hierbei jedenfalls nur um jüngere Einwanderer handeln, da wir wohl den Zeitpunkt der älteren Besiedelung in vortertiäre Epochen zu verlegen haben, wo solche bedeutende Klimaunterschiede wie heute jedenfalls noch nicht vorkamen.

Wir werden daher wohl am richtigsten gehen, wenn wir die Ureinwanderung ins Süßwasser als eine universelle bezeichnen, für die Ansiedelung der jüngeren Limnoplanktonelemente aber vorläufig die Annahme einer Einwanderung vom Norden her als der vermutlich günstigsten im Auge behalten.

In welcher Form mag sich nun die Besiedelung unserer Binnengewässer vollzogen haben?

Wir wissen heute recht genau, in welcher Reihenfolge die Pflanzen- und Tierwelt von einer kahlen Steinwüste, wie sie z. B. der Karst vorstellt, allmählich Besitz ergreift, wie ein nacktes Lavafeld sich verhältnismäßig rasch neu mit Pflanzen und Tieren belebt. Dem Hydrobiologen gibt jeder neu angelegte Fischteich Gelegenheit, analoge Untersuchungen anzustellen, jeder abgedämmte Flußarm bietet die Möglichkeit, den Modus zu verfolgen, wie die Anreicherung des nun abgeschlossenen Wasserbeckens mit Plankton erfolgt. Auf all diese Dinge ist bisher noch wenig geachtet worden. Über die Besiedelungs-

Digitized by Google

geschichte hochgelegener Alpenseen gibt uns R. Monti ein anschauliches Bild.[1])

Darnach hätten wir spärliche Algen, Diatomeen und Palmellaceen, als die ersten Ansiedler jener Seen zu betrachten, die erst jüngst vom Gletscher freigegeben wurden. Alsbald kommen einige Rhizopoden hinzu, *Difflugia, Cyphoderia* und *Centropyxis,* die sich von den erwähnten Algen ernähren und in dem nun schon reicheren Bodenschlamm das Baumaterial für ihre Gehäuse vorfinden. Jetzt treten auch Bakterien auf; die Algenvegetation wird mannigfaltiger und reicher, *Volvox* und *Spirogyra* erscheinen, und neben Diatomeen und noch weiteren Rhizopodenarten bemerken wir den ersten Nematoden, den ersten Tardigraden, den ersten vadalen Krebs: *Canthocamptus.* Jetzt erst vermag sich auch echtes Plankton zu entwickeln, das sich zunächst allerdings nur aus Rotatorien und Cyclopiden zusammensetzt, dem sich auch spärliche Mesostomen zugesellen können, während die Vadalregion durch das Auftreten von Insektenlarven eine weitere Bereicherung erfährt. Die letzte Etappe der lakustrischen Kolonisation endlich wird durch das Auftreten der Cladoceren bezeichnet und aller übrigen Wesen, die sonst noch an der Zusammensetzung des Planktons beteiligt sind. Wie wir später noch des näheren zu erläutern haben werden, sind Rotatorien, Copepoden und Cladoceren in ebendieser Reihenfolge nicht nur „Leitformen" in den letzten Phasen der Besiedelungsgeschichte des Süßwassers, sondern in gleicher Folge auch dem praktischen Teichwirt „Leitformen" bei der Beurteilung des Nährwertes seiner Fischteiche. Für die Art und Weise, in der diese eben beschriebene Besiedelung eines Süßwasserbassins vor sich geht, bleiben nur, wenn wir die Reliktentheorie beiseite lassen, die folgenden zwei Möglichkeiten: die aktive und die passive Wanderung.

Zschokke mißt der aktiven Wanderung bei der Besiedelung der Hochalpenseen eine nicht geringe Bedeutung zu. Es müßte dann aber ein größerer Wasserreichtum vergangener (postglazialer) Zeiten angenommen werden, der dem aktiven Vordringen Vorschub leistete, „indem er den Wanderern zahlreiche Wege öffnete, die ihnen heute ganz oder teilweise verschlossen sind ... Die kleinsten Rinnsale und Äderchen, die im Moos an Felswänden und in halbtrockenen Bergbächen zurückgehaltene Feuchtigkeit werden genügen, um den Vormarsch vieler niederer Tiere zu ermöglichen." Zschokke denkt u. a. speziell bei Copepoden an aktive Wanderung, und wir können

1) Vgl. auch Wesenberg-Lunds Darstellung der Besiedlungsgeschichte der Baltischen Seen in der Tundra-Periode!

Digitized by Google

annehmen, daß hier, minimales Gefälle vorausgesetzt, auch positive Rheotaxis mit in Betracht kommt.

Weit wichtiger für die Besiedelung der Binnengewässer ist jedenfalls die passive Wanderung.

Es ist eine bekannte Tatsache, daß vielen Dauereiern und Cysten die Eigenschaft zukommt, an Fremdkörpern haften zu bleiben. „Als wir", so berichten G. Asper und J. Heuscher, „am 27. Juli 1886 am oberen Ende des Tählensees (Schweiz) Steine umwenden wollten, um die darunter sich aufhaltenden Tiere zu sammeln, trafen wir den ganzen Ufersaum etwa einen halben Meter breit mit einer dunklen Schicht bedeckt. Die ins Wasser eingetauchte Hand wurde beim Herausziehen schwarz durch eine Unzahl kleiner Körperchen, die hartnäckig anhafteten. Es waren die Ephippien (Eiersättel) einer Daphnie, sehr wahrscheinlich solche von *Daphnia longispina*. Sie waren im Trockenen kaum von der Haut weg zu bringen, lösten sich dagegen sehr leicht ab, wenn man die Hand wieder ins Wasser tauchte. Die Körperchen zeigten keine Adhäsion fürs Wasser, sie blieben trocken wie die Feder der Schwimmvögel und flottierten an der Oberfläche. Der scharf über den See streichende Wind hatte wohl einen bedeutenden Teil der zerstreuten Eier an das obere Ufer getrieben. Die ungemein weite Verbreitung der genannten Spezies kann uns hiernach nicht in Erstaunen setzen. Denn wie viele Tausende von Eiern bleiben an den Füßen der Rinder hängen, die hier und dann anderwärts zur Tränke gehen; wie leicht kleben sie an der Brust jedes Vogels fest, der ins Wasser geht oder auch an der Gemse, die hier ihren Durst stillt."

Wir können Pavesi nicht zustimmen, wenn er noch 1889 behauptete, die Ausbreitung der mikroskopischen Süßwasserorganismen durch Wasservögel sei unbedeutend, da ja das Gefieder meist sehr rein sei und Fremdkörper nur schwer daran haften; denn reichlich ein Dezennium früher war bereits von Humbert in Genf der Beweis erbracht, daß mindestens die kleinen Kruster auf solche Weise gelegentlich verpflanzt werden. Humbert hatte nämlich schon im Jahre 1876, wie Zacharias erzählt, Wintereier von Cladoceren dem Gefieder von wilden Enten und Tauchern anhängend gefunden, und über ähnliche Befunde berichtet auch de Guerne, während Nordquist die Ansicht ausspricht, alle jene Dornen und Stacheln, die wir früher als „Schwebeorgane" der Planktonten kennen lernten, seien Werkzeuge, „welche die Verbreitung der Art erleichtern." Mittels derselben sollen die eiertragenden Weibchen der Copepoden an Wasservögel befestigt und von diesen verschleppt werden. Ja, man glaubte sogar, daß völlig eingetrocknete Copepoden ebenso wie Ro-

Digitized by Google

tatorien ins Wasser gebracht, zu neuem Leben erwachen könnten, doch sind alle diese Angaben mit größter Vorsicht aufzunehmen. Es muß jedenfalls auffallen, daß alle Autoren, welche das Gefieder der Vögel genauer untersuchten, fast nur von Ephippien der Daphniden berichten, sonst aber kaum einen anderen Planktonten auf jener unfreiwilligen Wanderschaft ertappt zu haben scheinen.

Erwähnen möchte ich noch, daß es Zacharias gelang, aus Möwenkot Amöben, Ostrakoden und ein Infusor, *Dileptus*, zu kultivieren. Daß Latenzeier der Daphniden unbeschadet den Darmtrakt der Fische passieren können und demnach auch Fische für die passive Wanderung des Planktons in Betracht kommen, beweist ein Ephippium, das ich einst dem Darm eines Fisches entnommen, der sogar schon einige Zeit in Formol gelegen hatte! Alsbald entschlüpfte dem Ephippium eine Cladocere, die nach elf Tagen bereits zwei Sommereier im Brutraum barg. Da weiters Frič und Vávra sogar anscheinend unverdaute Sommereier von Cladoceren im Darm der Fische auffanden, wäre es immerhin möglich, daß die Fische auch durch die mit dem Muttertier aufgenommenen Subitaneier, falls diese wirklich unverdaut den Fischdarm passieren, die Verbreitung der Arten befördern.

Unter den Flugtieren würden ferner noch einige Insekten, insbesondere Wasserkäfer, bei der Ausbreitung namentlich einiger Planktonalgen (Volvocinen) in Frage kommen. Schließlich werden vielleicht auch einfach durch Luftströmungen encystierte Planktonten namentlich aus periodischen Seen und zeitweilig trockengelegten Teichen weithin vertragen werden können. „In Wirklichkeit verhält es sich (nach Migula) wahrscheinlich so, daß die Luft kleinste und der Austrocknung widerstehende Formen verbreitet, Wasservögel den Transport nach weit entfernten Gegenden vermitteln und Wasserkäfer in ausgedehnter Weise für die Ausbreitung einer Spezies innerhalb enger räumlicher Grenzen tätig sind."

Indessen kommt in den Arbeiten neuern Datums immer deutlicher die Meinung zum Durchbruch, daß die Bedeutung der passiven Wanderung für die Ausbreitung des Limnoplanktons früher doch einigermaßen überschätzt worden war (Ihering, Steuer, Brehm, Ekman u. a.).

Wäre die Zusammensetzung des Limnoplanktons da und dort tatsächlich nur die Folge einer größtenteils dem reinen Zufall überlassenen Besiedelung und auf dem Wege der passiven Wanderung erfolgt, dann wären all die vielen mehrminder sorgfältig zusammengestellten Floren- und Faunenlisten zwecklos, wie Marsh seinerzeit

Digitized by Google

behauptete; „viele sogenannte seltene Arten dürften noch an hundert anderen Orten, als wo sie bis jetzt gefunden worden sind, vorhanden sein, nur das Auge des Forschers, das sie zu entdecken vermag, fehlt“ meint Hartwig. Mit einem Wort: Man hielt das Limnoplankton bis in die jüngste Zeit für durchaus kosmopolitisch.

Allerdings konnte die so in die Augen springende Ähnlichkeit des arktischen und alpinen Planktons und zwar nicht allein in systematischer, sondern auch in biologischer Hinsicht nicht übersehen werden; allein gerade zur Erklärung dieser auffallenden Tatsache schien die Annahme einer passiven Wanderung mit Hilfe nordischer Zugvögel vollkommen ausreichend.

Schon vor mehr als einem Dezennium ließ Strodtmann die Limnoplanktonten vom Nordpol durch Vögel nach Süden hin sich ausbreiten, während später Burkhardt die Ansicht aussprach, daß wohl nur die kleineren Wasserbecken ihre Fauna durch Verschleppung erhalten haben, da sie nur solche Formen beherbergen, die auch heute noch in neu gebildete Wasserbehälter einwandern können. Das Plankton der großen Schweizerseen aber wäre relativ alt, wie die Seen selbst, allerdings nicht im Sinne von Pavesis Reliktentheorie.

Nach Zschokke kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die kleinen hochalpinen Wasseransammlungen bei dem jährlich im Herbst von Norden nach Süden gerichteten Flug von den ziehenden Vögeln als willkommene Ruhepunkte und Zwischenstationen benützt werden. Diesem Zwecke dienen die Hochgebirgsseen schon sehr lange, d. h. seit nach dem Schluß der letzten allgemeinen Vergletscherung durch das allmählich milder werdende Klima das Datum des winterlichen Zufrierens so verschoben wurde, daß die ziehenden Vögel auch im Hochgebirge offene Wasserspiegel fanden.

Im Frühjahr, bei der Rückkehr vom Süden nach den nordischen Nistplätzen aber treffen die Vögel noch heute in den Hochalpen auf gefrorene Seeflächen, die ihnen eine Rast nicht erlauben. Das Auftauen der Alpenseen von nur einigermaßen beträchtlicher Elevation vollzieht sich erst im Juni, nachdem der Vogelzug längst vorüber ist. So darf es, meint Zschokke, als sehr wahrscheinlich betrachtet werden, daß die Wanderung der Vögel, ein Phänomen, das selbst im engsten Zusammenhang mit der Eiszeit steht, den hochalpinen Gewässern im Laufe sehr langer Zeiträume zahlreiche, nordische Bevölkerungselemente zuführte. Ähnliches behauptet Gjorgjevič (= Georgevitch) bezüglich der Vogelzugsstraßen und Diaptomidenverbreitung im Balkan.

Digitized by Google

Um so auffallender ist es aber, daß einige nordische Planktonten, die für eine Verschleppung durch Vögel vorzüglich geeignet sind und im Norden massenhaft vorkommen, nicht längst schon in die Alpen übertragen worden sind (Ekman). Würden heute noch infolge des Vogelzuges die südlichen Kolonien mit den nordischen Mutterkolonien in steter Verbindung stehen, dann gäbe es zwischen Individuen derselben Art aus dem Norden und Süden wohl keine morphologischen Unterschiede, die die Aufstellung besonderer südlicher Varietäten erfordern. (Bspl.: *Diaptomus mirus var. serdicana.*) In der Diskussion über die Art, wie die Organismen überhaupt sich von See zu See ausbreiteten, ist nach der Meinung des amerikanischen Limnologen Marsh dem passiven Transport durch Wasservögel eine zu hohe Bedeutung beigemessen worden; ihm scheint vielmehr die „Isolierung" ein viel wichtigeres Moment bei der Erklärung der Verschiedenheiten einzelner Seefaunen, denn nur miteinander in Verbindung stehende Seebecken beherbergen zumeist auch eine annähernd gleiche Fauna und Flora. Insbesondere werden sich vielleicht im Potamoplankton mit der Zeit Charakterformen für die einzelnen Flußsysteme auffinden lassen (Irtisch nach Zykoff).

Je genauer wir das Limnoplankton kennen lernen, desto deutlicher erscheint uns seine heutige Zusammensetzung als etwas Fertiges, Abgeschlossenes, und nur an solchen Süßwasserbecken, deren Füllung sich in verhältnismäßig junger Zeit vollzog (Kraterseen der Azoren, Gletscherseen der Hochalpen, periodische Karstseen, künstlich angelegte Fischteiche der Ebene u. dgl.), können wir die Besiedelung auf passivem oder aktivem Wege als feststehende Tatsache hinnehmen. Wie immer aber auch im einzelnen unsere Süßwasserbecken zu ihrem Plankton gekommen sein mögen, die schon früher mehrfach erwähnte Ähnlichkeit des Planktons der Alpenseen und der hochnordischen Seen ist für uns von größter Bedeutung: sie führt uns notwendig zu der Annahme des nordischen Ursprunges unserer alpinen Planktonwelt, ja einige Limnologen möchten überhaupt den größten Teil des europäischen (und nordamerikanischen) Limnoplanktons, speziell der Entomostraken, als aus dem Norden eingewandert ansehen.[1])

1) Die Merkmale zur Aufstellung von Glazialrelikten stellt Wesenberg-Lund wie folgt zusammen; er unterscheidet:

A) Gute Symptome:

1. Kalter Wohnort
   a) jahraus, jahrein kaltes Wasser (Tiefsee, kalte Quellen, unterirdische Gewässer, Hochalpengewässer);
   b) dieselbe Spezies hochalpin und hochnordisch;

Digitized by Google

„Das Vorkommen identischer Arten, die im dazwischenliegenden Gebiet fehlen, das Vorkommen von Tieren im Litoral des Nordens und des Gebirges, die im Flachlande an die kalten Wasserschichten der Tiefe gebunden sind, das Vorkommen von Winterlaichern, die Leukophobie, Degenerationserscheinungen im warmen Wasser, Verlust der geschlechtlichen Fortpflanzung und infolge der Parthenogenese eingetretene Lokalrassenbildung und noch andere Verhältnisse, lassen keinen Zweifel darüber aufkommen, daß wir hier von einer nordischen Herkunft sprechen müssen . . . Vor der Glazialperiode existierte jedenfalls in Nordeuropa eine spezifisch arktische Fauna und in Mitteleuropa eine besondere Tierwelt der Alpenseen. Zwischen diesen beiden Gebieten befanden sich stellenweise ausgedehnte Süßwasserseen, die teils von Tieren des wärmeren Wassers, teils von eurythermen Ubiquisten bevölkert waren. Einen Einblick in die Zusammensetzung der Mikrofauna jener Seen gewähren die obermiocänen Schlickablagerungen jener Seenkette, die in der Geologie als die Cyprismergel des Egerer- und Falkenauer Beckens bekannt sind.“ (Brehm und Zederbauer). Aus der Fauna jener Riesenseen des Tertiärs ist uns leider nur wenig erhalten geblieben: neben großen Mengen von Muschelkrebsen, denen dieser „Cyprismergel“ der nordwest-böhmischen Braunkohlenformation seinen Namen verdankt, finden sich vorzüglich die Schalenklappen einer Daphnie (*Daphnia atava* Nowak) und besonders gut erhalten die Ephippien derselben vor. Die Existenz präglazialer Copepoden, deren Fehlen in den Cyprismergeln wohl nur auf die leichtere Zerstörbarkeit des Panzers (durch chitinovore Bakterien) zurückzuführen ist, läßt sich nach Brehm heute nur noch aus dem rezenten Vorkommen typischer Lokalrassen des *Diaptomus vulgaris* in den beiden miocänen Seebecken im Karls-

c) Vorkommen in vereinzelten kalten Seen oder Mooren des gemäßigten Tieflandes;
d) dieselbe Spezies im Litoral kalter und in der abyssalen Region gemäßigter Seen.

2. Formkonstanz in arktischen (und hochalpinen), Cyclomorphose in wärmeren Gewässern mit Rückkehr zur Urform im Winter.
3. Vorkommen mehrerer Arten mit Reliktencharakter beieinander.

B) Nicht zwingende Symptome:
1. Auftreten der Sexualperiode während der kalten Jahreszeit.
2. Bedeutendere Körpergröße in der Kälte (lokal oder temporal) als in der Wärme.
3. Sexualität in gemäßigtem Klima unterdrückt.

C) Unbrauchbare Symptome.
1. Größere Eizahl unter den arktischen, als unter den Lebensbedingungen der gemäßigten Zonen.
2. Leukophobie.

Digitized by Google

bader Gebiet und im Egerer Becken, die durch Brüche aus einem einzigen oligocänen Seebecken entstanden sind, erschließen.[1])

Jedenfalls verschwanden während der Glazialzeit in den Alpen sowohl wie im Norden alle Wasseransammlungen bis auf einige Reste, die sich namentlich im mittleren Deutschland an den vom Eis verschonten Stellen erhielten und neben ihren ursprünglich hier heimischen eurythermen Planktonten nun noch alpine und nordische Elemente beherbergten.

Nur extrem glaziale Formen blieben auf die Schmelzwassertümpel am Rande des nordischen Inlandeises beschränkt, und da die zwischen den beiden großen Vergletscherungsgebieten im hohen Norden und im mitteleuropäischen Hochgebirge gelegene Ebene in ihren mittleren Teilen offenbar kein völlig arktisches Klima besaß, ist es begreiflich, daß gerade einige von ihnen nicht bis zu den Alpen gelangen konnten und somit auch noch heute in ihrer Verbreitung auf den hohen Norden (Flechten- und Grauweidenregion des schwedischen Hochgebirges) beschränkt sind, während andere sonst nur noch in der Tatra gefunden wurden; „aber diese Hochgebirgsgegend liegt auch ganz in der Nähe der ehemaligen Südgrenze des nördlichen Eises, während die Alpen davon viel weiter entfernt liegen." (Ekman).

Für andere Formen, die jedenfalls wohl zur Glazialzeit in engster Beziehung stehen, aber möglicherweise mit den späteren, veränderten klimatischen Bedingungen ihrer Wohnorte auch „ihre biologischen Eigenschaften nach der Eurythermie hin verändert haben", dürften die Höhen der Eifel und des französischen Jura als Verbindungsbrücke gedient haben (Burckhardt, Steuer). Diesen westlichen Weg schlugen vermutlich einige Diaptomiden (*graciloides* und *laciniatus*) ein und gelangten so zunächst in die Westalpen, die einer stärkeren Vereisung unterlagen als die Ostalpen. In diesen verschiedenen und nicht durchgehends benützten Eingangspforten nordischer Planktonten in die Seen des mitteleuropäischen Hochgebirges dürfte die Erklärung dafür gegeben sein, weshalb wir streng genommen bei dem Versuch einer biogeographischen Abgrenzung limnoplanktonischer Regionen den hohen Norden und das Hochgebirge nicht als einander vollkommen koordinierte Lebensbezirke etwa zu einer „arktisch-alpinen" oder „boreo-subglazialen" Region zusammenfassen dürfen; wir finden nun auch für die Unterschiede in der Planktonzusammensetzung der Alpenseen und der „Meeraugen" der Tatra eine befriedigende Erklärung. Es

1) Eine präglaziale Form wäre auch der hypothetische *D. palaeotatricus* Brehm.

Digitized by Google

steht zu erwarten, daß mit der fortschreitenden, planktologischen Erschließung der Alpen immer klarer und schärfer die Grenzen hervortreten, die dieses lange Zeit für eine einheitliche, planktologische Region gehaltene „alpine Gebiet" in eine Reihe von kleineren Sondergebieten scheiden.

Nach den sorgfältigen Studien Ekmans besitzen die nordschwedischen Hochgebirge einige für sie charakteristische Arten, die in den südlichen Gebirgen fehlen oder wenigstens in den Alpen sehr selten sind, wie z. B. *Daphnia longispina*, Reihe *microcephala-galeata*, *Bosmina obtusirostris*, *Bythotrephes longimanus*, *Diaptomus laticeps;* dieser ist bisher aus den Alpen nur aus dem Wocheiner See bekannt (Langhans).[1]) Ferner sind in den Karpathen bzw. der Tatra gemeine Formen in den Alpen nicht oder nur spärlich an wenigen Lokalitäten gefunden worden: *Holopedium gibberum*, *Polyphemus pediculus*. Die wenigen bisherigen Funde des letzteren in den Alpen sprechen für eine Einwanderung aus dem Nordosten (Ekman, Brehm).

Die Hyalodaphnien fehlen den eigentlichen Alpenseen, treten aber in den Seen der Ebene (Kärtner Seen) und in den Randseen auf; diese erweisen sich in ihrer Planktonzusammensetzung als von den eigentlichen Hochalpenseen wesentlich verschieden: in ihnen kommt *Heterocope* zu reicher Entwicklung. Der Nordgürtel dürfte mit dem Chiemsee enden und wird durch den Königssee, der auch hinsichtlich der Cladoceren eine Scheidelinie bildet, von dem fast heterocope-freien Seengebiet des Salzkammergutes getrennt. Der von *Heterocope saliens* bewohnte Südgürtel fällt mit dem Verbreitungsgebiet des *Diaptomus graciloides var. padana* zusammen und dürfte mit dem Spinone- und Iseosee im Osten enden. Hier beginnen mit dem *Diaptomus steueri* Bezirke endemischer oder seltener Diaptomiden, die sich nach Südosten ins Gebiet der Balkanhalbinsel fortsetzen (Brehm und Zederbauer). Das Studium der für zoogeographische Fragen so überaus interessanten Diaptomiden ergibt aber noch weitere, lehrreiche Details. *Diaptomus laciniatus*, ein unzweifelhaft nordischer Centropagide[2]), über dessen vermutliche Einwanderung in die Alpen vom Westen her wir schon oben berichteten, ist in den Alpen nur, wie es scheint, im Westen häufig, vermochte jedoch jenseits des Bodensees nicht mehr festen Fuß zu fassen (Burckhardt, van Douwe). In den Ostalpen ist er erst an 3 Stellen nachgewiesen. Wir hätten demnach das innere Alpengebiet in einen östlichen und westlichen Teil zu trennen. Der typische,

1) Gjorgjević fand ihn auch in Serbien.

2) Er wird erst im Herbst geschlechtsreif und kommt im erwachsenen Zustande am Tage nur äußerst selten an die Oberfläche (Burckhardt).

Digitized by Google

pelagische *Diaptomus* der Ostalpen ist der *Diaptomus gracilis*; in den Westalpen ist er aber fast immer von *Diaptomus laciniatus* begleitet. Der östliche Teil, in welchem Vertreter der *tatricus*-Gruppe, wie es scheint, die Verbindung mit den Karpathen herstellen, findet vermutlich mit dem Bachergebirge seinen Abschluß, von dem östlich das Wohngebiet des *Diaptomus zachariasi* beginnt.

Mit dem letzgenannten Centropagiden lernen wir zugleich ein Mitglied jener Gruppe von Planktonten kennen, die aus dem Osten eingewandert sind: *Diaptomus zachariasi, D. bacillifer* und ein Rotator, *Asplanchna syrinx* sind als „interglaziale Einwanderer", als interglaziale Steppenrelikte zu betrachten (Brehm und Zederbauer).

Wir haben im vorstehenden gesehen, wie beim Rückgang des Eises diesem gewisse Planktonten einerseits nach Norden, andererseits empor ins Gebirge nach Süden folgten. Nur wenige der stenothermen Kaltwasserplanktonten haben an ihnen noch am besten zusagenden Lokalitäten, im kalten Tiefenwasser der Flachlandseen, als „glaziale Relikte" sich erhalten können.

Das Glazialphänomen hatte noch eine weitere, für die Ausgestaltung der heutigen Süßwasserfauna Mitteleuropas höchst wichtige Folgeerscheinung, die speziell außerhalb des eigentlichen Alpengebietes sich geltend machte.

Die großen, nordischen und alpinen Vereisungen sperrten nicht nur den Osten Europas vom Meere ab und fingen die von letzterem kommende atmosphärische Feuchtigkeit ab, sondern sie riefen auch besondere Winde hervor. Wie dies geschah, können wir nach den Ergebnissen der letzten, antarktischen Expeditionen nunmehr mit Sicherheit aussprechen. „Sie erwiesen, daß über dem antarktischen Inlandeise eine große Antizyklone lagert, von welcher die Luft konstant abströmt, so daß die vorherrschenden Westwinde der höheren Südbreiten am Saume des Eises von Ostwinden abgelöst werden. Ähnlich müssen die Dinge an dem einige Millionen Quadratkilometer messenden, nordischen Inlandeise gelegen gewesen sein: es mußte ein Luftdruckmaximum an sich knüpfen, von dem die Luft abfloß, an der sarmatischen Seite in Gestalt nördlicher und östlicher Winde, welch letztere bis in das germanische Mitteleuropa hinein an Stelle der heutigen vorwiegend westlichen Winde geweht haben müssen. Diese Winde konnten nur trocken und mußten meist kalt sein, sofern sie nicht föhnartigen Charakter annahmen. Man hat danach auf ein steppenartiges Klima auf der Kontinental- und Südseite der nordischen Vergletscherung zu folgern." Penck, dessen Ausführungen wir hier gefolgt sind, erinnert weiter an ein eigenartiges Gestein im Süden

Digitized by Google

und Osten des nordischen Inlandeises, den Löß, der wenigstens am Nordfuße der Alpen als Ablagerung einer zwischen Eiszeiten sich einschaltenden Interglazialzeit erscheint. In der Zukunft werden sich vielleicht nähere Beziehungen zwischen der Ausbreitung des Löß und der Planktonten in dem lößtragenden Europa aufdecken lassen.

Vorerst müssen wir uns mit der allerdings wohlbegründeten Annahme begnügen, daß die Tundren, welche sich zwischen das nordische Inlandeis und die alpine Vergletscherung einschalteten, nach Osten in ein Steppengebiet unmittelbar übergingen. Damit ist auch zugleich der Weg vorgezeichnet, auf dem neben zahlreichen Pflanzen und Tieren des Geobios auch jedenfalls jene Planktonten aus dem Osten nach Europa einwanderten, die wir früher als interglaziale Steppenrelikte kennen gelernt hatten.

Den Tundren des germanischen Mitteleuropa können wir das Mittelmeergebiet gegenüberstellen, das wir nach neueren Untersuchungen als das eiszeitliche Waldland Europas zu betrachten haben; wo wir dieses anzunehmen haben, fehlt der Löß (Penck). In den Seen dieses Waldlandes dürften sich ebenfalls eigenartige, den gegebenen Verhältnissen angepaßte Planktonten entwickelt haben, unter denen wir vielleicht die Ahnen der heutigen mediterranen Planktonten zu suchen haben. Während sich aber späterhin die Tundren bewaldeten, hat sich das Mittelmeergebiet teilweise entwaldet, und wir müssen annehmen, daß diese Veränderungen des Landschaftsbildes auch auf die Zusammensetzung des Planktons der Seen nicht ohne Einfluß geblieben sein mögen.

Vielleicht hängt mit diesen Veränderungen die reichere Entfaltung des Planktons in den mitteleuropäischen Seen zusammen, während in den weniger zahlreichen Seenbecken der Mittelmeerländer eine gewisse Verarmung der Planktonformen nicht zu verkennen ist. Auch fällt hier die verhältnismäßig große Zahl endemischer Formen mit eng begrenztem Verbreitungsgebiet auf (Balkanseen nach Steuer und Gjorgjewič und Brehms Referat).

Noch hätten wir einer interessanten Gruppe von Planktonten Erwähnung zu tun, gewisser mariner Reliktenformen, deren heutige Verbreitung uns nur verständlich wird, wenn wir sie zur Ausbreitung der eiszeitlichen Vergletscherung in Nordeuropa in Beziehung bringen.

Damals bedeckte das Inlandeis Skandinavien, Finnland, die Halbinsel Kola, das Gebiet der heutigen Ostsee und des Weißen Meeres, reichte im Süden bis zu dem mächtigen baltischen Endmoränenzuge,

Digitized by Google

der sich durch Jütland, Norddeutschland und den Nordosten von Rußland im Süden des Ladoga- und Onegasees sowie der russischen Kleinseelandschaft über die Flüsse Onega und Dwina bis hinauf zur Kaninhalbinsel verfolgen läßt. Die Nordsee und das Eismeer waren offen, jedoch von Treibeis stark angefüllt (Samter). Als nun die mächtige Eisdecke mehr und mehr zu schwinden begann und schließlich in Europa nur noch den Norden Skandinaviens verhüllte, überflutete das Gebiet der heutigen Ostsee ein salzreiches kaltes Eismeer, erst von Nordosten aus dem Weißen Meer hereinflutend, dabei die Küsten von Estland und Kurland, besonders aber Südfinnland bedeckend, später, indem Mittelschweden tiefer unter das Meeresniveau tauchte, seine Fluten mit denen der Nordsee vereinend (Thienemann).

In diesem „Yoldiameer" (nach der kleinen, in den Ablagerungen jenes Meeres häufig gefundenen Muschel *Yoldia arctica* so genannt) lebte eine arktische Fauna, aus der uns zunächst nur ein Schizopode interessiert: die *Mysis oculata.*

Allmählich hob sich das Land, die breiten Zufuhrstraßen salzigen Nordwassers schlossen sich nach und nach, und durch die noch immer mächtigen Gletscherströme süßte das Ostseebecken im Laufe der Zeit ganz aus und stellte schließlich einen rings von Land umgebenen Süßwassersee dar, den wir nach der Süßwasserschnecke *Ancylus fluviatilis*: Ancylussee nennen. Die alten Eismeerformen gingen teils zugrunde, wie die oben erwähnte *Yoldia arctica*, teils aber widerstanden sie der Aussüßung und paßten sich den veränderten Verhältnissen an. So wurde im Ancylusbecken aus der arktischen *Mysis oculata* in langsamer Umbildung die Süßwasserform: *Mysis relicta.*

Zu jener Zeit vollzog sich auch die Sonderung der Stromgebiete Norddeutschlands in solche, die zur Nordsee und solche, die zur Ostsee abwässerten, die bisher noch durch ein Rinnensystem miteinander als sogenannter Thorn-Eberswaldener Urstrom in Verbindung gestanden hatten.

Nun trat am Westrand der Ancylussee abermals eine Senkung des Landes ein und damit eine breite Verbindung mit der Nordsee. So strömte salziges Nordwasser in den Süßwassersee, und mit ihm kam die Tierwelt jenes Meeres. Die Nordseeschnecke *Litorina litorea* gab dem so aus dem Ancylussee entstandenen Meere, das Nordseecharakter hatte, den Namen Litorinameer.

Vor dem hereinbrechenden Seewasser flüchtete *Mysis relicta* im Verein mit anderen relikten Eismeerformen des Ancylussees (*Pallasiella quadrispinosa* und *Pontoporeia affinis*) stromaufwärts in die Seen Norddeutschlands. Ein passiver Transport erscheint ausgeschlossen,

Digitized by Google

da die in Deutschland lebenden nur auf die Seen der deutschen Ostseeströme beschränkt sind mit einer einzigen Ausnahme. Samter fand nämlich auch im Schaalsee, der zum Stromgebiete der Elbe gehört, *Pallasiella* vor, die demnach erst nachträglich dahin gelangt sein kann.

Aus dem Litorinameer endlich wurde die heutige Ostsee, indem sich durch Landhebung die Verbindung mit der Nordsee bis auf die noch jetzt bestehende Straße schloß; das Wasser der Litorinasee wurde zum brackigen Ostseewasser. Nun hatte aber vorher das Nordseewasser neuerdings *Mysis oculata* in das Ostseebecken gebracht, die sich späterhin parallel der Erniedrigung des Salzgehaltes in der Richtung auf den *Relicta*-Typus hin umbilden mußte, und so entstand jene rezente Ostsee-*Mysis*, die Lönnberg im südlichen Teil des Bottnischen Meerbusens bei der Insel Agö auffand und die morphologisch gerade in der Mitte zwischen *Mysis oculata* und *relicta* steht.

Fig. 258. *Limnocalanus macrurus O. Sars.* (N. G. O. Sars.)

Das Resultat der bisherigen Ausführungen können wir nach Thienemann in folgende Sätze zusammenfassen:

Aus der arktischen *Mysis oculata* des Yoldiameeres bildete sich im Ancylussee *Mysis relicta*, die beim Einbrechen des Litorinameeres in die Seen Norddeutschlands eindrang. Die heute in der Ostsee lebende Zwischenform zwischen *oculata* und *relicta* ist ein Relikt des Litorinameeres, das sich an das Brackwasser angepaßt hat.

In gleicher oder ähnlicher Weise dürfte auch die Einwanderung der Schizopoden in die Seen von Schweden, Finnland und Dänemark vor sich gegangen sein. In jenen Seen, die nachweislich nie mit der Ancylussee in Verbindung gestanden haben, muß die Umwandlung der Salzwasserform *oculata* in die Süßwasserform *relicta* selbständig vor sich gegangen sein, und in ähnlicher Weise werden wir auch die Schizopoden in irischen und nordamerikanischen Seen als durch Konvergenz entstanden zu denken haben.

Daß mit dieser Reliktentheorie auch die Biologie der erwähnten Krebse in vollem Einklang steht, ergeben die diesbezüglichen Untersuchungen von Samter und Weltner. Ihre Hauptresultate rücksichtlich der *Mysis relicta* fassen die beiden Autoren in folgender Weise zusammen.

Digitized by Google

1. *Mysis* lebt nur in kalten Seen (die obere Temperaturgrenze liegt ebenso wie bei dem folgenden *Limnocalanus* bei etwa 14°).

2. *Mysis* lebt in diesen Seen im Sommer im kalten Tiefenwasser, im Winter in allen Schichten.

3. *Mysis* produziert Nachkommen nur im kalten Wasser (0—7° C).

4. Die Dauer ihrer Eiproduktion ist abhängig von den Tiefenverhältnissen der betreffenden Seen.

5. *Mysis* produziert zweimal Eier in solchen Seen, die im Herbst genügend kalt sind.

6. *Mysis* wird größer und lebt länger in den Seen, welche im Herbst besonders kalt sind.

Wenn wir so ausführlich die Einwanderungsgeschichte der Süßwasserschizopoden besprochen, obwohl sie, in ihrem Vorkommen mehr an den Seeboden und den Scharberg gebunden, nur ausnahmsweise mit dem Planktonnetz erbeutet werden, so geschah es wegen der Wichtigkeit, die wir diesen Untersuchungen beimessen. Sollten nicht auch echte Planktonten in ähnlicher Weise in postglazialer Zeit den Weg ins Süßwasser gefunden haben?

Schon im Jahre 1889 hatten de Guerne und Richard vermutet, *Limnocalanus macrurus* (Fig. 258) sei im hohen Norden ins Süßwasser eingewandert, indem er sich allmählich im Schmelzwasser an neue Verhältnisse angepaßt habe, und dachten auch bereits an Beziehungen zur Eiszeit. Aurivillius bezeichnete dann genauer die „jüngere glaziale Epoche" als die Zeit seiner Einwanderung in das Baltische Meer, während die übrigen der heutigen baltischen Planktonten erst in postglazialer Zeit (während oder nach der Litorinazeit) eingedrungen wären.

Die Verbreitung von *Limnocalanus macrurus* in Schweden und Finnland zeigt enge Beziehungen zum Ancylussee, und wir werden nicht fehl gehen, wenn wir mit Sars den *Limnocalanus grimaldi* als die marine Stammform dieses Süßwassercentropagiden ansehen. Auffallend ist, daß der *Limnocalanus macrurus* noch nicht wie *Mysis relicta* in den norddeutschen Seen gefunden wurde und daß er auch im Furesee in Dänemark fehlt. Das beweist, daß *Limnocalanus* zu Wanderungen stromaufwärts auch in sehr langsamfließenden Flüssen unfähig ist. In einige der schwedischen Seen gelangte *Limnocalanus* direkt aus dem Yoldiameer ohne Vermittlung des Ancylussees, und die Ausbildung zur *Macrurus*-Form geschah in diesen Seen selbständig, ohne Zusammenhang mit ähnlichen Umbildungen in anderen Seen; eine solch selbständige Ausbildung zu Relikten erfuhren wahrscheinlich u. a. die Kolonien des Vänernsees mit seinen Anfangsseen sowie

Digitized by Google

diejenigen der nordrussischen und nordamerikanischen Seen. Wenn auch sowohl *Mysis* als *Limnocalanus* in mehreren ihrer jetzigen Wohnplätze in Skandinavien zunächst als Relikte des Ancylussees zu betrachten sind, so waren sie doch nach Ekman im letztgenannten See einst Relikte des arktischen Yoldiameeres.

Wesentlich größer schon ist das Areal, das *Eurytemora lacustris* und *Heterocope appendiculata* bewohnen, von denen die erstere bereits die deutschen Seen bis in die Gegend von Berlin bevölkert, wobei das Ostseegebiet immer noch als Verbreitungszentrum zu gelten hat, die letztere aber sogar, wie wir vorläufig annehmen, nur in versprengten Stücken, bis an die Alpen und sogar bis Montenegro sich vorgewagt hat. Bei ihr ist auch schon in Skandinavien der glaziale Charakter weit weniger stark ausgeprägt. Sie ist im Ekolnsee (nach Ekman) nur von Juni oder Juli bis Anfang September zu finden und bevorzugt auch durchaus nicht die kälteren Tiefenschichten.

Die Ausbildung von *Eurytemora lacustris* aus ihrer nächsten Urform fand nach Ekman wahrscheinlich im Ancylussee statt. In diesem See wurde die Anpassung an das Süßwasser so stark, daß die Art nicht wieder den Salzgehalt des nachfolgenden Litorinameeres und der jetzigen Ostsee vertrug, sondern heute nur in den vom Ancylussee abgesperrten Binnenmeeren als Relikt lebt und ferner in denjenigen Seen, nach welchen sie sich aktiv oder durch Verschleppung hat verbreiten können. Die Verschleppungsmöglichkeiten sind aber gerade bei dieser Form im Vergleich mit *Limnocalanus* ungleich reicher: die Eier sinken nämlich nicht sogleich nach dem Austreten zu Boden, sondern werden in Eiersäcken am mütterlichen Körper mitgeführt, was die Aussichten auf den Transport durch Wasservögel erheblich vermehrt. Infolge dieser guten Verschleppungsfähigkeit ist *Eurytemora lacustris* über das ursprüngliche Verbreitungsgebiet ein gut Stück weiter gekommen als *Mysis* und *Limnocalanus*, hat aber noch nicht das Stadium der alten Süßwassergattungen *Diaptomus* und *Heterocope* erreicht, bei denen die marine Herkunft nur durch die Verwandtschaftsbeziehungen sich ermitteln läßt, Zeit und Ort des Überganges zum Süßwasserleben aber nicht mehr festzustellen sind. „Es ist bisher kein Tier bekannt, dessen Entstehung als Art und dessen Verbreitung mit dem Ancylussee so innig verbunden ist wie bei *Eurytemora lacustris*“ (Ekman).

Ganz anders verhält sich die Warmwasserform *Eurytemora velox*, deren gegenwärtige Verbreitung eine entsprechend südlichere ist. Aus einer vor Jahren (1901) von mir gegebenen kartographischen Zusammenstellung ist zu ersehen, daß sie im südlichen

Digitized by Google

Skandinavien, im westlichen Norddeutschland, in Dänemark und an den holländischen und nordfranzösischen Küsten sowie in England allenthalben vorkommt, und auch im Kaspisee nachgewiesen wurde. Im Ostseegebiet ist sie ein Relikt des Litorinameeres oder der Ostsee selbst. Ja, das „Reliktwerden" findet an gewissen Orten noch heute statt, so im Sibofjärden (Södermanland), einem noch nicht völlig vom Meere abgesperrten Becken, dessen Fauna aber trotzdem größtenteils aus Süßwassertieren besteht (Trybom nach Ekman).

Mit dem im vorhergehenden gegebenen Abriß der Besiedlungsgeschichte einiger Planktonten dürfte zugleich auch der Weg vorgezeichnet sein, den künftig die Planktonforschung bei der Lösung biogeographischer Fragen einzuschlagen haben wird. Es haben sich dabei aber auch die Schwierigkeiten gezeigt, die sich dem Versuch einer scharfen Abgrenzung geographischer Regionen in der Verbreitung des europäischen Limnoplanktons gegenüberstellen. Unzweifelhaft sind zahlreiche, namentlich niedere Planktonten echte Kosmopoliten (Protisten)[1]), eurytherm und oft auch euryhalin, und vielfach gar nicht auf die Region des freien Wassers beschränkt, sondern auch in der Vadalregion und auf dem Grunde der Süßwässer heimisch, in hochgelegenen Bergseen wie in Seen der Ebene, in Brunnen, Zisternen und Wasserleitungen, oder gar in den kümmerlichen Wasseransammlungen der Bergwerke. Andere wieder bevorzugen bei im übrigen universeller Verbreitung nur Gewässer mit spezifischen Lebensverhältnissen, denen sie sich angepaßt haben (Moorwasser, kalkarme oder kalkreiche Gewässer u. dgl.). Die einen meiden die Bergseen, andere kommen nur in ihnen zu voller Entwicklung, ohne dabei arktische Formen zu sein, wie z. B. die Cyclotellen, die „eine Spezialität der alpinen Seen" zu sein scheinen. Vom algologischen Standpunkte können wir die Seen Norwegens als „Chlorophyceenseen", die der nordeuropäischen Ebenen als „Schizophyceenseen" bezeichnen (Huitfeldt-Kaas). Einige Planktonten treten vikariierend auf wie z. B. vermutlich unter den Centropagiden *Diaptomus gracilis* und *graciloides*, die nur selten im selben See nebeneinander hausen; andere wieder bekunden, obgleich im System weit entfernt, eine gewisse Zusammengehörigkeit, wie z. B. *Conochilus* und *Holopedium*. In manchen Seen sind einzelne Arten in ihrem Vorkommen auf ganz bestimmte Seeabschnitte beschränkt, während an anderen Orten sich die Verbreitung

1) Aber selbst da gibt es Ausnahmen! Schmidle macht z. B. darauf aufmerksam, daß im Phytoplankton der großen afrikanischen Seen speziell die Desmidiaceen typisch-tropische Arten aufweisen. (Vgl. auch die Arbeit von W. u. G. S. West (1909)!

Digitized by Google

der Planktonten nach der Zugehörigkeit der Seen zu bestimmten Flußsystemen richtet.

So wenig sich für viele Arten bestimmte Grenzen in horizontaler Richtung ziehen lassen, ebensowenig ist auch für alpine Formen in vertikaler Richtung eine allgemein gültige, obere Grenze anzugeben. Eine und dieselbe Art vermag in einem See mit günstigeren Lebensbedingungen noch in hohen Regionen zu existieren und fehlt in weit tiefer gelegenen Seebecken, die vielleicht weniger geschützt, deren Ufer weniger bewachsen sind.

Wir kommen so zu dem Schlusse, daß es nötig ist, vorerst die einzelnen Gruppen der Planktonten auf ihre Verbreitung hin zu untersuchen, denn die verschiedenen äußeren Faktoren, die hier für die Ausbreitung einer Art maßgebend sind, werden kaum in vollkommen gleicher Weise die gesamte Lebensgemeinschaft beeinflussen, die wir Limnoplankton nennen.

Wenn somit im folgenden ein Bild der geographischen Verbreitung entworfen werden soll, kann es sich nur um einen ersten schüchternen Versuch handeln, zu dem uns vor allem die Daten über die gegenwärtig diesbezüglich noch am besten durchforschten Planktonten, Cladoceren und Copepoden, verleiteten.

Nach den neueren Untersuchungen von Zograf, Steuer und Ekman unterscheiden wir (in Europa):

1. Eine arktische Region. Ihre südliche Grenze fällt nach Ekman etwa mit der nördlichen Grenze der Nadelwaldregion zusammen. Ekman unterscheidet provisorisch noch einige Subregionen, so das arktische Nordamerika, Grönland, Island und die übrigen Inseln des nördlichen Eismeeres, den äußersten Norden Europas und Asiens; die wenigen Angaben, die bis heute vorliegen, sprechen jedenfalls nicht für das Vorhandensein einer größeren Zahl zirkumpolarer Limnoplanktonten.

Enge Beziehungen zum arktischen Plankton zeigt, wie wir gesehen, das Plankton der Hochgebirge, ohne daß aber beide einander bezüglich der qualitativen Zusammensetzung vollkommen gleichzusetzen wären, und ebenso lassen auch Planktonproben aus verschiedenen Gebirgszügen spezifische Eigentümlichkeiten erkennen. Wesenberg-Lund scheint es, „daß die südlichen alpinen Seen meistens von denselben Arten bewohnt sind, die für die zentraleuropäische Ebene charakteristisch sind, und daß die arktischen Elemente im ganzen von untergeordneter Bedeutung seien.“ Wir werden somit vielleicht vorläufig die arktische Region nicht, wie Ekman will, mit den mitteleuropäischen Hochgebirgen zu einer boreosubalpinen Region vereinen

Digitized by Google

— auch aus dem Grunde, weil wir heute noch gar nicht wissen, welche Hochgebirge wir im speziellen zu dieser Region zu zählen hätten, und lieber noch die einzelnen Gebirgszüge als besondere Planktongebiete ansehen.

Das arktische Zooplankton läßt sich besonders bezüglich seiner Crustaceenfauna charakterisieren durch das Vorhandensein einiger typischer Arten (von denen nur ein Teil im Hochgebirge niederer Breiten wieder auftritt) und das Fehlen solcher Formen, die für die Seen des weiter südlich gelegenen Flachlandes charakteristisch sind.

Das arktische Phytoplankton enthält vorzüglich Algen mit gelblichen oder gelblichbraunen Chromatophoren, während solche mit grünen oder blaugrünen Chromatophoren sehr in den Hintergrund treten. Auch im marinen Phytoplankton sind ja die Diatomeen mit ihren gelbbraunen Chromatophoren vorzüglich in den kalten Meeren beheimatet. Künftige Untersuchungen werden zu zeigen haben, ob etwa die Assimilationsoptima für gelb oder gelbbraun gefärbte Chromatophoren gewöhnlich bei tieferen Temperaturgraden liegen als die für grüne oder blaugrüne Chromatophoren (Ostenfeld und Wesenberg-Lund).

2. Die Region der nordeuropäischen Tiefebene, deren Südgrenze etwa durch den 50° n. B. gegeben ist; im Westen findet sie an den Nordabhängen der deutschen Mittelgebirge einen natürlichen Abschluß.

Die Ausbreitung der „großen Bosminen“ (Eubosminen Seligos), *Eurytemora lacustris*, der relikten Schizopoden, sowie nicht minder das häufige Vorkommen der *Heterocope appendiculata* und vielleicht des *Cyclops oithonoides* (nach Brehm) ermöglichen die Abgrenzung eines besonderen Ostseedistriktes, dessen Seen (wenn auch nicht ausschließlich) zur Ostsee abwässern. Die Südgrenze dieses Distriktes zieht von dem Mündungsgebiet der Weser und Elbe bis gegen Berlin, von da ostwärts gegen Warschau, hierauf (nach Zograf) nach Moskau, von wo sie vielleicht ungefähr in der Richtung des 40. Meridians (östl. Länge v. Greenw.) gegen Norden zieht; es ist aber auch möglich, „daß sie noch weiter östlich, gegen den Ural zu endigt“ (Steuer). Das Plankton des südlich dieser Linie gelegenen, von mir früher als Zone der „3. Seengruppe“ bezeichneten Gebietes, läßt sich vorläufig nur durch negative Merkmale charakterisieren (Fehlen der großen Bosminen, Zurücktreten der Centropagiden-Gattungen *Eurytemora* und *Heterocope*).

3. Die folgende zentraleuropäische Region wird durch das „Montangebiet“ (Alpen, böhmische Randgebirge, Karpathen) in eine

Digitized by Google

westliche und östliche Subregion geschieden. In ihr scheinen, wie am Südrand der zweiten Region, die großen Bosminen spärlich vertreten. *Diaptomus gracilis*, der in der östlichen Subregion noch reichlich auftritt, scheint im Westen (Frankreich) fast durchaus von *Diaptomus vulgaris* verdrängt zu sein. Alpine Formen steigen im Westen wie im Osten in tiefere Lagen hinab, wie z. B. *Diaptomus denticornis* in der Auvergne[1]); der im Schweizer Hochgebirge so häufige *Diaptomus bacillifer* bewohnt in den Ostalpen nur den Königssee, ist aber häufig in den Donauniederungen (ungarische Tiefebene, Rumänien, Bulgarien).

Höchst charakteristisch aber für die östliche Subregion ist das Vorkommen typischer Steppen- und Salzwasserformen, wie *D. pectinicornis*, *zachariasi* und *Asplanchna syrinx*, die z. T. als interglaziale Einwanderer bis in die Steiermark eindringen und (wohl nur als versprengte Kolonien) selbst bis Halle beobachtet wurden.

Die Südgrenze der zentraleuropäischen Region verläuft von den Pyrenäen an, dem südlichsten Frankreich und dem Südrand der Alpen entlang. In den Donauniederungen tritt eine Vermischung mit mediterranen Formen ein.

4. Die mediterrane Region umfaßt Spanien, das südlichste Frankreich, Italien und den Balkan, Kleinasien und das nördliche Afrika samt den Kanaren und Azoren. Die Diaptomiden der *vulgaris*-Gruppe scheinen sich hier in zahlreiche Lokalformen umzubilden (*D. intermedius, etruscus, scutariensis*, sowie die von Brehm beschriebene Form von den phlegräischen Feldern). Neben über das ganze Gebiet verteilten zirkummediterranen Formen (*D. alluaudi, lilljeborgi*) scheinen in dieser Region auch endemische Arten mit eng begrenztem Verbreitungsgebiet vorzukommen (*D. steindachneri, serbicus, biseratus*). Mit ihnen treffen im Balkan auch Einwanderer aus dem Osten (*pectinicornis*) und Norden (*laticeps*) zusammen. Die zirkummediterranen Diaptomiden sind jedenfalls seit langer Zeit von den mittel- und nordeuropäischen Arten abgeschlossen (Langhans).

* * *

Die im vorstehenden nur flüchtig entworfene Skizze der geographischen Verbreitung des europäischen Limnoplanktons weiter auszuarbeiten und zu verbessern, ist eine lohnende Aufgabe der Zukunft.

Noch dürftiger müßte nach unseren noch durchaus mangelhaften Kenntnissen ein Bild ausfallen, das wir von der Art der Verbreitung des außereuropäischen Limnoplanktons entwerfen wollten; auch dabei

1) S. die Berichtigung bei Schauß!

Digitized by Google

müßten uns vorläufig ausschließlich die Crustaceen als Leitformen dienen.

So viel scheint sicher zu sein, daß das europäische Plankton durch eine erhebliche Zahl endemischer Formen ausgezeichnet ist. Andere sind von Osten her aus dem zentralen Asien eingewandert oder doch beiden Erdteilen gemeinsam, wie *Diaptomus vulgaris* und *amblyodon*, wieder andere endlich bisher ausschließlich in Asien gefunden worden.

Unter den letzteren dürfte es möglich sein, solche Formen aufzufinden, die ausschließlich Zentralasien oder Ostasien bewohnen (Zentralasien: *D. acutilobatus, paulseni*; Ostasien: *incongruens*) und solche, die in ihrem Vorkommen auf das tropische Asien beschränkt sind (*D. singalensis, doriai, drieschi, visnu*). Dabei scheinen die Sundainseln die Verbindung der indischen mit den (noch äußerst mangelhaft bekannten) australischen Planktonkrustern herzustellen, wie das Vorkommen von *D. lumholtzi* (Ceylon und Queensland) und *D. orientalis* (Ceylon, Sumatra, Queensland) vermuten läßt.

Höchst dürftig sind noch unsere Kenntnisse über die afrikanischen Limnoplanktonten. Vielleicht sind die ostafrikanischen von den westafrikanischen Plankton-Diaptomiden artlich verschieden. Das Vorkommen des *D. galebi* in Deutschostafrika, im weißen Nil und in Unterägypten beweist, daß auch das mediterrane Plankton Nordafrikas mit rein afrikanischen Tropenformen gemischt ist. Bezeichnend ist, daß im allgemeinen in den tropischeen Seen die Cyclopiden durch Arten vertreten sind, die wir in Europa als Warmwasserformen kennen.

Eine vollkommen einheitliche und abgeschlossene Region bildet, nach dem Vorkommen seiner Diaptomiden zu schließen, das nordamerikanische Limnoplankton, indem von den 34 bekannten Arten keine bisher auf dem europäischen Festland oder in Südamerika aufgefunden wurde. Die Art der Verbreitung der nordamerikanischen Formen wird uns so wie in Europa erst aus dem Studium der Glazialperiode verständlich (Marsh).

Ebenso einheitlich wie die nordamerikanische ist die südamerikanische Diaptomidenfauna. Es ist höchst auffallend, daß dem südlichsten Südamerika, den Falklandsinseln, Südgeorgien und der Westantarktika das so weit verbreitete Genus *Diaptomus* durchaus zu fehlen scheint; offenbar wird es hier durch die Gattungen *Gigantella, Boeckella* und *Pseudoboeckella* vertreten, die hier ihr Entwicklungszentrum besitzen. Zu der ersten Gattung gehört der größte Süßwassercopepode, *G. sarsi* (über 5 mm), und es ist bezeichnend, daß sie bisher alle nur auf der südlichen Halbkugel gefunden wurden — mit einziger Aus-

Digitized by Google

nahme der mongolischen *Pseudoboeckella orientalis*, die der jüngsten der drei miteinander eng verwandten Gattungen angehört.

Aus dem eigentlichen antarktischen Gebiet ist bisher überhaupt nur ein einziges Süßwassertier bekannt, die *Boeckella entzi* aus einem kleinen See bei der Hoffnungsbucht auf Ludwig-Philipp-Land (West-Antarktika). Da zur Quartärzeit hier noch ausgedehntere Vergletscherungen stattgefunden hatten als in der Jetztzeit, wobei die ganze Westantarktika und ebenso Südgeorgien unter Landeis begraben waren, ist anzunehmen, daß die Süßwasserfauna dieses Gebietes erst in später Zeit dorthin eingewandert ist; „eine eigentlich autochtone Fauna kann man dort nicht erwarten" (Ekman).

Das eisfreie antarktische Land ist bekanntlich hauptsächlich auf zwei Gebiete, Westantarktika und Ostantarktika, verteilt, welche durch eine ungeheuer weite Eiswüste voneinander getrennt sind, und Ekman vermutet, daß die Vögel, „welche wohl sicher die Verschleppung der antarktischen Süßwassertiere vermitteln", wahrscheinlich nur wenig Verkehr zwischen den genannten Gebieten treiben; vielmehr unterhalten sie nähere Verbindung mit den nördlichen Ländern, wie dies nach den Beobachtungen K. A. Anderssons feststeht. Es ist daher nicht wahrscheinlich, daß die beiden antarktischen Hauptgebiete betreffs der Süßwasserentomostraken eine tiergeographische Einheit darstellen, sondern eher anzunehmen, daß sie weniger miteinander übereinstimmen als mit den ihnen nächstgelegenen Teilen der übrigen Welt, Südamerika und Australien.

Wir haben uns im vorhergehenden ausschließlich auf die Verbreitung einiger Copepoden-Gattungen beschränkt. Stingelin versichert aber, daß die Einteilung der Erde in tiergeographische Regionen sich auch auf die Cladocerenfauna anwenden lasse. Nach ihm weisen von den 56 Gattungen 14 eine kosmopolitische Verbreitung auf; 12 Genera sind in Europa nicht vertreten, 20 scheinen in den Tropen nicht vorzukommen. Am meisten Gattungen haben gemeinsam die nördlichen und gemäßigten Gegenden von Asien, Europa und Nordamerika.

In Europa speziell möchte Wesenberg-Lund nach der Verbreitung der *Bosmina*-Arten folgende 3 Territorien unterscheiden:

1. Ein nordisches, teilweise arktisches Gebiet, das durch das Vorkommen von *Bosmina obtusirostris* in zahlreichen Rassen charakteristisch ist; die *longirostris-bohemica*-Gruppe von *Bosmina coregoni* ist selten; die *Bosmina coregoni*-Gruppe ist im übrigen recht häufig, scheint aber nach Norden zu seltener zu werden, wo, wie es scheint, *Bosmina obtusirostris* die letzte Art ist, die noch in so hohen Breiten

Digitized by Google

zu existieren vermag. Dieses Gebiet umfaßt Skandinavien, Nord-Rußland und die arktischen Länder, soweit als sie bisher diesbezüglich erforscht wurden.

2. Ein zentral-europäisches Gebiet ist charakterisiert durch das Fehlen der *Bosmina obtusirostris*[1]); die Bosminen der *longirostris-bohemica*-Gruppe sind auch hier selten; die „großen Bosminen" (*B. coregoni*) haben eine weite Verbreitung und bilden hier eine große Anzahl von Rassen. Die Alpen können als die Südgrenze dieses Gebietes betrachtet werden.

3. Im südlichen Gebiet endlich gelangt die *longispina-bohemica*-Gruppe zur höchsten Entwicklung, die *coregoni*-Gruppe fehlt fast ganz, und die *Bosmina obtusirostris* ist hier nie beobachtet worden.

Ob außer den Copepoden und Cladoceren noch Vertreter aus anderen Gruppen des Limnoplanktons sich in ähnlicher Weise als nicht durchaus kosmopolitisch erweisen, werden künftige Untersucher zu entscheiden haben.

Literatur.

1. Andersson, K. A. Das höhere Tierleben im antarktischen Gebiet. Wiss. Erg. d. Schwedischen Südpolarexp. 1905.
2. Asper, G. u. Heuscher, J. Zur Naturgeschichte der Alpenseen. Jahrbüch. St. Gall. Naturwiss. Ges. 1885—86.
3. Aurivillius, C. W. S. (s. p. 436 Nr. 1).
4. Brehm, V. Zur Besiedelungsgeschichte alpiner Seebecken. 77. Verh. Naturf. u. Ärzte. Meran 1905.
5. Brehm, V. Über das Vorkommen von Diaptomus tatricus in den Ostalpen. Zoolog. Anz. Bd. 31. 1907.
6. Brehm, V. u. Zederbauer, E. (s. p. 237 Nr. 3).
7. Brehm, V. Die geogr. Verbreitung der Copepoden. Int. Revue der ges. Hydrobiol. Bd. 1. Nr. 3—5. 1908. (Referat mit Nachtrag!)
8. Brehm, V. Copepoden aus den phlegräischen Feldern. Zool. Anz. Bd. 34. 1909.
9. Burckhardt, G. (s. p. 237 Nr. 4).
10. Credner, R. Die Reliktenseen. Eine physisch-geograph. Monographie. Peterm. Mitt. 19. Ergänzungsbd. 1887—88.
11. Ekman, S. (s. p. 17 Nr. 7).
12. Ekman, S. Cladoceren und Copepoden aus antarkt. u. subantarkt. Binnengewässern. Wiss. Ergebn. Schwed. Südpolarexped. 1905.
13. Ekman, S. (s. p. 71 Nr. 15).
14. Frič, A. u. Vávra, W. Die Tierwelt des Unterpočernitzer u. Gatterschlager Teiches. Arch. naturw. Landesdurchf. Böhmens. Bd. 9. Nr. 2. 1894.

1) Die systematische Stellung dieser Form und ihre Verwandtschaft ist allerdings noch nicht sichergestellt; dieser nordischen sehr nahe verwandte Formen kommen jedenfalls auch in den Alpen vor (s. Stingelin, Lilljeborg u. a).

Digitized by Google

15. Geikie, J. The great ice age and its relation to the antiquity of man. London, Stanford, 1894.
16. Gjorgjewič, Ž. Ein Beitrag zur Kenntnis d. Diaptomiden Serbiens. Zool. Anz. Bd. 32. 1907 (1908).
17. Guerne, J. de. La faune des eaux douces des Açores et le transport des animaux à grande distance par l'intermédiaire des oiseaux. Compt. rend. soc. biol. Bd. 4. 1887.
18. Guerne, J. de. Sur les dissémination des organismes d'eau douce par les Palmipèdes. Compt. rend. soc. biol. Bd. 5. 1888.
19. Guerne, J. de et Richard, J. Révision des Calanides d'eau douce. Mém. de la soc. zool. de France. Bd. 2. 1889.
20. Guerne, J. de et Richard, J. La distribution géogr. des Calanides d'eau douce. Anoc. franç. pour l'avanc. des sc. Congr. de Paris. 1890.
21. Hartwig, W. Zur Verbreitung der niederen Crustaceen in der Provinz Brandenburg. Plöner Forschungsber. Bd. 5. 1897.
22. Huitfeldt-Kaas, H. (s. p. 120 Nr. 25).
23. Jhering, H. v. Über die Verbreitung der entomostraken Krebse des Süßwassers. Naturw. Wochenschr. Bd. 6. 1891.
24. Krümmel, O. Vergl. Morphologie der Meeresräume. Leipzig 1879.
25. Lampert, K. (s. p. 8 Nr. 15).
26. Langhans, V. H. Über das Zooplankton der Julischen Alpenseen. Lotos 1905.
27. Langhans, V. H. Faunistische u. biolog. Studien an der Süßwasserfauna Istriens. Lotos 1907.
28. Lilljeborg, W. Cladocera Sueciae. Upsala 1900.
29. Lönnberg, E. Über eine Zwischenform zwischen Mysis oculata u. Mysis relicta. Zool. Anz. Bd. 26. 1903.
30. Marsh, C. D. The plankton of fresh water lakes. Science 1900.
31. Marsh, C. D. (s. p. 72 Nr. 30).
32. Marsh, C. D. A revision of the north american species of Diaptomus. Trans. Wiscons. Acad. Bd. 15. 1907.
33. Migula, W. Die Verbreitungsweise der Algen. Biolog. Cbl. Bd. 8. 1888.
34. Monti, R. (s. p. 47 Nr. 33).
35. Nordquist, O. (s. p. 403 Nr. 16).
36. Ostenfeld, C. H. a. Wesenberg-Lund, C. (s. p. 72 Nr. 33).
37. Pavesi, P. Une série de recherches sur la faune pélagique des lacs du Tessin. Arch. sc. phys. nat. 1880.
38. Pavesi, P. (s. p. 352 Nr. 26).
39. Pavesi, P. La vita nei laghi. Discorso letto nell' inaugurazione dell' anno accad. della Univ. di Pavia 1889.
40. Penck, A. Das Klima Europas während der Eiszeit. Naturw. Wochenschr. N. F. Bd. 4. 1905.
41. Penck, A. u. Brückner, E. Die Alpen im Eiszeitalter. Leipzig, Tauchnitz, 1901—06.
42. Pfeffer, G. (s. p. 456 Nr. 31).
43. Samter, M. (s. p. 438 Nr. 46).
44. Sars, G. O. (s. p. 438 Nr. 48).
45. Schauß, R. B. z. K. d. freileb. Copepoden u. Cladoceren der Umgebung von Bonn. Verh. Naturh. Verein. preuß. Rheinld. Jahrg. 64. 1907.
46. Schmidle, W. (s. p. 187 Nr. 18).

Digitized by Google

47. Steuer, A. Die Diaptomiden d. Balkan. Sitzungsber. Akad. Wien. Bd. 109. Abt. 1. 1900.
48. Steuer, A. (s. p. 101 Nr. 10).
49. Stingelin, T. Unser heutiges Wissen ü. d. Systematik u. geogr. Verbr. d. Cladoceren. Compt. rend. Congr. zool. Bern 1904.
50. Stingelin, T. Neue Beiträge z. Kenntnis der Cladocerenfauna d. Schweiz. Revue suisse de zool. Bd. 14. 1906.
51. Strodtmann, S. Planktonuntersuchungen in holstein. u. mecklenbg. Seen. Forschungsb. Plön. Bd. 4. 1896.
52. Thienemann, A. Lebende Zeugen der Eiszeit in den Binnengewässern Norddeutschlands. Naturw. Wochensch. Jahrg. 3. 1906.
53. van Douwe, C. Zur Kenntnis der Copepoden Deutschlands. Zoolog. Anz. Bd. 32. 1908.
54. Weinschenk, E. Grundzüge der Gesteinskunde, 1. Teil, Freiburg i. B. Herder, 1905.
55. Wesenberg-Lund, C. (s. p. 17 Nr. 19).
56. Wesenberg-Lund, C. A comparative study of the lakes of Scotland a. Danemark. Proc. Roy. Soc. Edinbg. Bd. 25. 1905.
57. Zacharias, O. (s. p. 8 Nr. 26).
58. Zschokke, F. (s. p. 48 Nr. 55).
59. Zschokke, F. Die postglaziale Einwanderung der Tierwelt in d. Schweiz. Verh. schweiz. naturf. Ges. 90. Vers. Bd. 2. 1908.
60. Zschokke, F. Die Beziehungen der mitteleuropäischen Tierwelt z. Eiszeit. Verh. deutsch. zool. Ges. 1908.
61. Zograf, N. Essai d'explication de l'origine de la faune des lacs de la Russie d'Europe. Compt. Rend. 3. congr. intern. zool. Leyde. 1896 (dtto. russisch in Bull. Acad. Sc. Pétersbourg. Bd. 3. 1895).
62. Zykoff, W. Das Plankton d. Flusses Irtisch u. seiner Nebenflüsse Bukow u. Tabol. Zool. Anz. Bd. 33. 1908.

Digitized by Google

Kapitel VIII.

Temporale Planktonverteilung.

1. Planktonkalender und Jahreskurve des Limnoplankton.

Die kontinuierliche, mindestens durch ein Jahr fortgesetzte Verfolgung der Planktonentwicklung eines bestimmten Untersuchungsgebietes, wie sie gegenwärtig schon an zahlreichen Seen, Teichen und Flüssen durchgeführt wurde, hat gezeigt, daß das Planktonleben kaum jemals, auch im Winter nicht, vollkommen erlischt, ja daß man bisweilen sogar unter dicker Eisdecke ein reiches Phyto- und Zooplankton antreffen kann. Dabei ist das Plankton sowohl qualitativ wie quantitativ im Laufe eines Jahres großen Veränderungen unterworfen; nur ein Bruchteil des Limnoplanktons ist perennierend. Die meisten der Planktonten sind nur eine bestimmte, beschränkte Zeit im freien Wasser zu beobachten, die einen im Winter, die anderen in der warmen Jahreszeit. Zu diesen periodisch auftretenden Planktonten gehören Larvenstadien, wie die *Dreyssensia*-Larve und alle jene Formen, die am Grunde des Gewässers als Dauerstadien, Sporen, Cysten und Eier eine Zeitlang der Ruhe bedürfen.

Genau so wie im Geobios läßt sich auch im Erscheinen und Verschwinden der Tiere und Pflanzen des freien Wassers der Einfluß der Jahreszeiten verfolgen. Das Auftreten gewisser Planktonten verkündet uns den Beginn des „Wasserfrühlings", und wenn zur Zeit des herbstlichen Laubfalles die „Wasserblüte", die an stillen Sommertagen wie ein grünen Schleier den Wasserspiegel bedeckt, allmählich zu Boden sinkt, ist es auch im Limnobios längst Herbst geworden. Das frische Grün der sommerlichen Schizophyceenflora weicht der gelbbraunen Diatomeenvegetation, die gewöhnlich während der kalten Jahreszeit zu üppigster Entfaltung gelangt.

Tabellarische Zusammenstellungen der innerhalb eines Jahre in jedem Monat beobachteten Planktonten nennen wir Planktonkalender. Sie zeigen u. a., wie verschieden sich der Lebenslauf der einzelnen Planktonten da und dort gestaltet. So fand sich z. B. *Clathrocystis aeruginosa* im Großen Plöner See im Jahre 1901 von Juni bis November (Lemmermann), in den Altwässern der Donau bei Wien im Jahre 1898 von Mai bis Oktober (Brunnthaler), im

Digitized by Google

Moritzburger Großteich bei Dresden aber fast das ganze Jahr über (Schiller). Noch auffallender sind die Verschiedenheiten in der Schwärmzeit der *Dreyssensia*larve (Steuer). Aber auch in demselben Wasserbecken haben sich in verschiedenen Jahrgängen recht erhebliche Verschiedenheiten nachweisen lassen. Aus den Planktonkalendern erfahren wir noch nichts über die Häufigkeit der einzelnen Formen in den verschiedenen Monaten. Man sah sich daher veranlaßt, in die Planktonkalender Abundanzbezeichnungen aufzunehmen, doch herrscht bezüglich der Auswahl solcher Zeichen gegenwärtig noch große Willkür. Da es sich außerdem dabei immer nur um Schätzungen handelt, sind solche Angaben durchaus ungenau und von recht zweifelhaftem Werte.

Annähernd richtige (allerdings bisweilen wohl auch nur richtiger scheinende!) Daten können hier nur durch die quantitative Planktonforschung erzielt werden; sie ermöglicht uns die Konstruktion der sog. Jahreskurven für jeden einzelnen der vorkommenden Planktonten.

Noch wenige diesbezügliche Angaben liegen über die temporale Verteilung der Bakterien vor. Nach Pfenniger fällt im Zürichsee das Maximum der Keimzahl auf die Zeit der Zirkulation, das Minimum auf die Zeit der Sommerstagnation. Im Prager Leitungswasser fand Ruttner die Keimzahl im Winter höher wie im Sommer; die größere Intensität, mit der während der Sommermonate der Flußlauf der Moldau bestrahlt wird, dürfte sicherlich nicht ohne Einfluß auf den Bakteriengehalt des Wassers bleiben.

Die Schizophyceen sind größtenteils Sommerplanktonten, die ihr Maximum im Spätsommer oder Herbst erreichen, dabei die bekannte Erscheinung der Wasserblüte vielfach hervorrufen und alsbald an Zahl stark zurückgehen. Die die kalte Jahreszeit in der Tiefe überdauernden Winterstadien sind meist viel kleiner als die Sommerformen, wenig oder nicht gitter- oder netzförmig durchbrochen, dunkler grün, und der Inhalt der Zellen ist dicht von Reservestoffen (Glykogen) erfüllt; auch ist dann die Gallerte dichter und stärker entwickelt (Brunnthaler). Wesenberg-Lund beobachtete in einigen dänischen Seen ein Entwicklungsmaximum von *Chroococcus limneticus* und einigen anderen Schizophyceen mitten im Winter bei 2—5°. Nach Amberg sind es vorzüglich Arten von *Microcystis* und *Coelosphaerium*, die im Herbst und Winter häufiger auftreten und im Frühjahr verschwinden. *Oscillatoria* kulminiert bei 5—10° (April—Mai), *Anabaena flos aquae* bei 16—18° (Juni—Juli), *Aphanizomenon*, *Gloiotrichia* und *Clathrocystis* bei 18—22° (August—September). Diese für Massenentwicklung der

Digitized by Google

Cyanophyceen in unseren Breiten notwendigen hohen Temperaturen erklären auch, warum in den klaren und kalten Alpenseen lediglich *Oscillatoria* eine einigermaßen bedeutende Rolle spielt (z. B. in der Schweiz im Murten-, Baldegger- und Zürichsee). Zugleich ist nach Chodat *Anabaena flos aquae* hier die einzige Cyanophycee, welche „Wasserblüte" bildet. Im Rotsee in der Schweiz allerdings tritt *Gomphosphaeria naegeliana* als Wasserblüte auf, eine Alge, die nach Bachmann für schottische Seen sehr charakteristisch ist.

Im allgemeinen fehlen in den Alpenseen alle Cyanophyceen, die ihr Maximum bei einer Wassertemperatur von ca. 20° erreichen. Noch armseliger ist aus dem gleichen Grund die Planktonflora hochnordischer Seen: in dem einzigen Planktonkalender, den wir aus dieser Region besitzen (Thingvallavatn- und Myvatn-See auf Island) fehlen die Planktonschizophyceen vollständig. Nur einige Grundformen (*Lyngbya* sp., *Anabaena variabilis*) waren in spärlichen Stücken, von Wind und Wellen emporgetrieben, im freien Wasser gefunden worden (Ostenfeld und Wesenberg-Lund). Logischerweise sollten in den tropischen Seen wegen der hohen Temperatur Schizophyceen zu besonderer Entwicklung kommen. Im Colombosee auf Ceylon scheint das Maximum der *Clathrocystis* in den September zu fallen, also in die Zeit, wo nach der Trockenperiode wieder größere Regenmengen fallen (Apstein).

In den hochgelegenen Kraterseen des Kondelandes (im Gebiete des Nyassasees) herrschen Chroococcaceen vor, im Phytoplankton des Nyassasees selbst stehen die Schizophyceen in quantitativer und qualitativer Hinsicht an zweiter Stelle. Das Plankton des Malombasees (am Südende des Nyassa) könnte nach Schmidle direkt als Chroococcaceenplankton im Sinne Apsteins bezeichnet werden.

Vielleicht in noch höherem Maße als die Schizophyceen sind die Planktondiatomeen in ihrer Produktion von der Temperatur des Wassers abhängig, während man früher vielfach die Lichtverhältnisse als das wichtigste Agens bezeichnet hatte. Nach den sorgfältigen Untersuchungen Wesenberg-Lunds kann als sicher hingestellt werden, daß die Diatomeen ihr Hauptproduktionsmaximum bei Temperaturen erreichen, die unter 15—16° C liegen — ausgenommen *Asterionella*.

Im speziellen erreicht *Fragilaria* ihr Herbstmaximum bei 16—13° (im September), *Melosira granulata* bei 14—12° (Oktober), *Melosira crenulata* und *Asterionella* beginnen bei 6—4° (November) zu wuchern. *Cymatopleura* zeigt ein Entwicklungsmaximum bei 3—4° (im März und April), *Stephanodiscus* ein solches bei 4—6° im April, *Synedra*

Digitized by Google

bei 10° im Mai, *Tabellaria* bei 10—13°; *Fragilaria crotonensis* endlich erreicht ihr Frühlingsmaximum bei 13—16° C.

Während so, wie wir sehen, fast alle Diatomeen nur einmal im Jahre sich zu kolossaler Menge vermehren, erreichen andere zwei Maxima, die wir als Haupt- und Nebenmaximum oder als Frühlings- und Herbstmaximum bezeichnen können. Das ist besonders bei jenen Formen der Fall, die gewissermaßen auf etwas höhere Temperaturen abgestimmt sind, wie *Fragilaria crotonensis*. Nur *Asterionella* scheint imstande zu sein, bei jeder Temperatur ein Maximum zu erreichen.

Wenn sich auch schon jetzt sagen läßt, daß der Kurvenverlauf bei den einzelnen Diatomeen nach den Jahrgängen erhebliche Unterschiede zeigt und noch mehr Verschiedenheiten in den verschiedenen Seen aufweist, die sich nur schwer in jedem einzelnen Falle erklären lassen, so viel ist sicher, daß die Schizophyceenmaxima mit denen der Diatomeen im allgemeinen nicht zusammenfallen; gewöhnlich ist das Hauptdiatomeenmaximum längst vorüber, wenn die Schizophyceen zu wuchern beginnen Haben wir früher die Schizophyceen als Sommerplanktonten bezeichnet, so können wir im großen und ganzen die Diatomeen als Charakterpflanzen des Planktons während der kühlen Jahreszeit ansprechen.

Lemmermann unterscheidet im Auftreten der „massenhaft" erscheinenden Phytoplanktonten des großen Plöner Sees folgende Perioden:

I. Erste Bacillariaceenperiode
   1. *Melosira distans var. laevissima*: Januar bis Ende April.
   2. *Diatoma elongatum*: April bis Mai.
   3. *Asterionella gracillima* und *Anabaena lemmermanni*: Juni bis Anfang Juli.
   4. *Fragilaria crotonensis*: Juli.

II. Schizophyceenperiode
   1. *Gloiotrichia (=Rivularia) echinulata*: Juli bis August.
   2. *Clathrocystis aeruginosa*: Oktober bis November.

III. Zweite Bacillariaceenperiode
   Melosira distans var. laevissima: Dezember bis Januar.

Wir haben gesehen, daß offenbar niedere Temperaturen das Wachstum der Diatomeen begünstigen. Nun wird aber, nahm man an, die außerordentliche Wucherung der Diatomeen einen ungeheuren Verbrauch der im Wasser gelösten Kieselsäure zur Folge haben. Das Wasser wird also alsbald erheblich kieselsäureärmer werden. Dazu kommt, daß die großen Massen sich gegenseitig Luft und Licht wegnehmen, und die Folge ist ein Rückgang der Diatomeenflora. Die ab-

Digitized by Google

sterbenden Zellen sinken zu Boden, und die Schalen werden aufgelöst, wodurch das Wasser wieder eine beträchtliche Zunahme an Kieselsäure erfährt (Frenzel). Die Vorbedingung für eine nächste Diatomeenwucherung wäre damit erfüllt, und die sinkende Temperatur gibt den ersten Anstoß zu einer neuen Entfaltung der Kieselalgen (Lemmermann).

Es ist das Verdienst des Amerikaners Whipple, zuerst auf die Wechselbeziehung zwischen der zweimaligen Massenentwicklung der Diatomeen und den Zirkulationsperioden in unseren Seen hingewiesen zu haben. In tiefen Seen sind gewöhnlich zwei wohlgeschiedene Wachstumsperioden zu bemerken, eine im Frühjahr und eine zweite im Herbst. In seichten Seen ist gewöhnlich ein Frühjahrsmaximum, aber nicht so regelmäßig ein Herbstmaximum. Dazwischen können wohl auch zuweilen noch weitere kleine Nebenmaxima in unregelmäßigen Intervallen auftreten, wenn der Wind das Wasser aufrührt, denn die wichtigsten Vorbedingungen für ein üppiges Diatomeenwachstum sind eben abgesehen von den entsprechenden Temperaturgraden genügende Mengen von Nitraten und freie Luftzirkulation: beide Bedingungen sind aber während der Perioden der Wasserzirkulation gegeben. Whipple versuchte auch für die Wachstumskurve einen algebraischen Ausdruck aufzustellen. Die Kurve gleicht nämlich der Exponentiallinie von der Gleichung $y = c^x$ bzw. $y = ar^x$, wo $a = 1$, x die Zahl der Wochen und y die Anzahl der gezählten Diatomeen bedeutet. r ist zu berechnen und beträgt 1,58. Die Diatomeen vermehren sich durch Zweiteilung, und es sollte streng genommen die Basis $r = 2$ sich ergeben. Die Vermehrung verläuft aber nicht immer glatt, und so kann r bald größer bald kleiner als 2 sein (Amberg).

Sehr schön läßt sich der Einfluß der Wasserzirkulation auch auf Details des Kurvenverlaufes an der Periodizitätskurve von Melosira des Katzensees verfolgen. Sie zeigt Ende Oktober 1898 eine Einknickung und nachher wieder starke Steigung. Das hat nach Amberg seinen Grund darin, daß zu jener Zeit einige außerordentlich warme Tage wieder eine Stagnation im Wasser und somit eine Abnahme der Melosiren bewirkten. Die darauf folgenden kalten Tage führten wieder Zirkulation herbei. Den früher schon erwähnten Einfluß des Windes auf die *Melosira*produktion stellt sich Lemmermann in folgender Weise vor: Die Melosiren besitzen außer dem Fett im Innern der Zellen kein besonderes Schwebemittel als die Vereinigung der einzelnen Zellen zu mehr oder weniger langen Fäden; diese werden nur durch die stetige Wellenbewegung an der Oberfläche des Wassers

Digitized by Google

schwebend erhalten, sinken aber an sonnigen, windstillen Tagen sehr bald in größere Tiefen. Nun pflegt aber das Wasser gerade im Frühling und im Herbst in lebhafter Bewegung zu sein, die Bedingungen für das Schweben der solide gebauten *Melosira*fäden sind also die denkbar günstigsten. Erst wenn die Bewegung des Wassers eine geringere wird, erscheinen im Plöner See auch die zarteren Diatomeen *Asterionella* und *Fragilaria*formen in größeren Mengen im Plankton.

Wenn nun auch kein Zweifel darüber besteht, daß zu Ende jeder Wucherungsperiode die Diatomeen absinken, so ist noch nicht erklärt, wie sie aus der Tiefe wieder emporsteigen, da bis heute bei ihnen noch keine Einrichtungen festgestellt werden konnten, die z. B. den Schizophyceen das Aufsteigen ermöglichen. Da Wellenbewegung und Zirkulationsströme nur in seichteren Seen oder an den seichteren Rändern der größeren Seen als Auftrieb wirken können, nimmt Wesenberg-Lund an, daß alle Diatomeen, die in der Seemitte über größeren Tiefen absinken, tatsächlich früher oder später zugrunde gehen und der Grundstock für ein nächstes Maximum immer nur von den seichteren Uferpartien der tiefen Seen geliefert werden kann. Wesenberg-Lund konnte beobachten, daß das Ansteigen der Kurve in seichten Seen rapid, in tiefen Seen aber sehr allmählich erfolgt, und zwar beginnt hier die Diatomeenwucherung zunächst am Ufer und schreitet in konzentrischen Kreisen gegen die Seemitte vor.

Die oben mitgeteilten Daten über die der üppigen Diatomeenentwicklung förderlichen Temperaturen sind uns zugleich eine Erklärung, warum die Bacillariaceen im Heleoplankton so stark zurücktreten — mit Ausnahme der *Fragilaria*, die auf höhere Wärme gestimmt ist, und der *Asterionella*, die, wie wir gehört, als erheblich eurytherm zu betrachten ist.

Die bevorzugten niederen Temperaturen erklären auch das Vortreten der Diatomeen im Phytoplankton der Gebirgsseen; in den Alpen sind es hauptsächlich *Asterionella*, *Fragilaria* und *Cyclotella*, in den Hochgebirgsseen Colorados neben den beiden erstgenannten noch *Melosira*. In den arktischen Gewässern allerdings, so in Grönland (nach Vanhöffen) und auf den Bäreninseln (nach Lagerheim) spielen die Diatomeen keine hervorragende Rolle; hier tritt aber überhaupt das Phytoplankton dem Zooplankton gegenüber in den Hintergrund.[1])

Im Phytoplankton tropischer Seen treten jedenfalls die Diatomeen quantitativ wie qualitativ sehr zurück; so scheint der Victoria Nyansa

1) Künftige Untersuchungen mit der Zentrifuge müßten entscheiden, ob in den hochnordischen Seen nicht etwa größere Mengen Phytoplanktons uns bisher wegen der Kleinheit der Individuen einfach entgangen sind.

Digitized by Google

nur 3 Arten zu beherbergen, nämlich *Melosira granulata*, *Nitzschiella longissima var. angustissima* und eine *Cymatopleura*art. Über die Produktionsmaxima der Diatomeen in tropischen Seen fehlen leider noch genauere Daten. Im Colombosee war *Melosira* vom Juni bis September vorhanden, also während der trockensten Zeit des Jahres und dürfte gegen Ende Juni ihr Maximum erreicht haben (Apstein). Lemmermann unterscheidet in demselben See vier Perioden, die durch folgende Phytoplanktonten sich charakterisieren lassen:

I.	*Microcystis*-Plankton:	28. I—15. VI.
II.	*Melosira*- „	28. VI.
III.	*Microcystis*- „	29. VII—8. IX.
IV.	*Coelosphaerium*- „	28. IX.

Die Chlorophyceen, in unseren Breiten im allgemeinen von untergeordneter Bedeutung, scheinen in Europa sowohl (nach Apstein, Schröter u. a.) wie in Nordamerika (Whipple, Marsh) gewöhnlich ihr einziges Maximum im Sommer zu erreichen.

Ebenso sah Ruttner im Prager Leitungswasser das Maximum der Chlorophyceen (Fig. 259) mit dem der Temperatur zusammenfallen (Juli), während die Diatomeenvegetation im Laufe eines Jahres deutlich zwei Maxima aufwies. Waren ferner die Maxima der Gesamtvegetation der vorgenannten Algen durch die massenhafte Entwicklung nur je einer Art bedingt und wiesen die einzelnen Formen der Diatomeen ihre reichste Entfaltung zu den verschiedensten Zeiten des Jahres auf, so wurde das einzige Maximum der Grünalgenflora durch das gänzliche oder doch annähernde Zusammenfallen des häufigsten Vorkommens fast aller im Leitungswasser gefundenen Arten bedingt.

Im Katzensee dagegen konnte Amberg die maximale Entwicklung der Chlorophyceen im April und November konstatieren, die hauptsächlich durch *Pediastrum* bedingt war. Da die erwähnten Planktonten größtenteils, wenn auch nicht ausnahmslos (Tanner), Bewohner kleiner Wasseransammlungen sind, erklärt sich vielleicht ihr bisweilen häufiges Vorkommen in hohen Breiten. Ganz besonders spielen in den norwegischen Seen Desmidiaceen und Chlorophyceen eine hervorragende Rolle, so daß Huitfeldt-Kaas diese Seen zum Unterschiede von den „Schizophyceenseen" der nordeuropäischen Ebenen als „Chlorophyceenseen" bezeichnen möchte. *Botryococcus brauni* ist hier die einzige Alge, die eine typische „Wasserblüte" bildet. Es dürften die Chlorophyceen hier durch Zuflüsse aus kleineren Wasseransammlungen, die Desmidiaceen besonders aus Moorgegenden in die größeren Seen getrieben werden, und somit mag für eine maximale Entwicklung dieser

Digitized by Google

Algen neben höheren Temperaturen hauptsächlich eine reichentwickelte Tümpelflora in der Nähe der Seen von Wichtigkeit sein. Ausgesprochene Desmidiaceenseen sind weiters die schottischen Seen. Von West werden 20 Gattungen aufgeführt, von *Staurastrum* allein über 70 Arten und Varietäten. Daß endlich in den Seen der Tropen vielfach Chlorophyceen eine hervorragende Rolle spielen, war zu erwarten. Schmidle nennt das Phytoplankton des Nyansa direkt eine Desmidiaceenflora; dieser See enthält über 30 Chlorophyceenarten und Varietäten.

Auch die Peridineen erreichen ihr Maximum größtenteils in der warmen Jahreszeit. *Peridinium tabulatum* zeigt in dänischen Seen

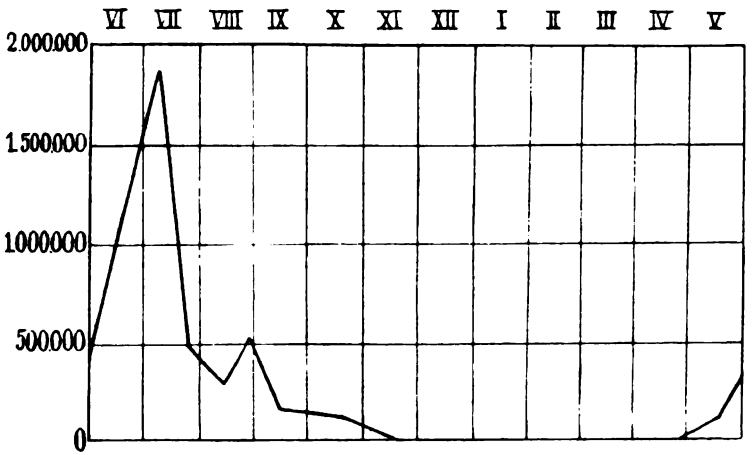


Fig. 259. Verlauf der Chlorophyceenvegetation in der Prager Wasserleitung. (Nach Ruttner.)

ein großes Frühlingsmaximum im April und ein kleines Herbstmaximum im Oktober. Im Katzensee läßt die eingipflige Periodizitätskurve für Peridineen einen unruhigen Verlauf erkennen, was wohl darauf zurückzuführen ist, daß darin die Kurven mehrerer Arten vereinigt sind, von denen zwei, *Peridinium tabulatum* und *bipes*, im Frühling und Herbst erscheinen.

Unter den Ceratien sind einige z. B. *Ceratium cornutum* im lac d'Annecy (le Roux) Winterformen, andere Sommerformen. Für das weitverbreitete *Ceratium hirundinella* scheinen eingipflige Kurven mit einem Maximum zur Zeit der höchsten Stagnation und Wassertemperatur die Regel zu sein; dieses *Ceratium* bedingt dann bisweilen Trübung und gelblich-braune Verfärbung des Wassers und kann sogar zur Bildung einer Wasserblüte Veranlassung geben, wie z. B. im

Digitized by Google

schottischen Loch Balnogown (Lishmore) im August. In höheren Breiten verschwindet *Ceratium* während des Winters, während es in südlichen Seen (Garda-, Caldonazzosee) auch in der kälteren Jahreszeit noch häufig im Plankton zu finden ist. Das Zurücktreten der Peridineen in den Seen der Tropen wird vielleicht mit dem Vorherrschen der Cyanophyceen in diesen Seen in Zusammenhang stehen, denen gegenüber die Peridineen nicht konkurrenzfähig genug sind.

Wenig einheitlich gestaltet sich der Kurvenverlauf von Dinobryon, das bald zum perennierenden Plankton gehört (Altwässer des Rheins nach Lauterborn), bald nur für längere oder kürzere Zeit im Plankton auftritt und dann verschwindet. Im Soroe- und Furesee beobachtete Wesenberg-Lund ein großes Frühlingsmaximum von kurzer Dauer im Mai (bei 13—14°), und ungefähr zur selben Zeit steigen die Dinobryen im großen Plönersee zu maximaler Entwicklung an, während im nahegelegenen Schluensee Ceratium und Dinobryon etwas später, im Juli ein monotones „Flagellatenplankton" erzeugen. In amerikanischen Seen wurde *Dinobryon* teils zur selben Zeit (Mai-Juni im Green Lake), teils während der kühleren Jahreszeit (von September an) beobachtet mit einem Maximum im März (Winnebagosee nach Marsh).

Im Katzensee beobachtete Amberg gar vier Wucherungsperioden innerhalb eines Jahres; man wäre versucht, dabei an Produktionsmaxima mehrerer Arten zu denken, doch sollen die vier Maxima von einer Art herrühren, nämlich *Dinobryon divergens*. Allerdings ist die Systematik der Dinobryen noch keineswegs vollkommen geklärt. Während die einen nur eine geringe Anzahl von Arten annehmen (Bütschli, Zacharias, Apstein, Senn, Wesenberg-Lund), haben andere Forscher zahlreiche Arten aufgestellt (Imhof, Bachmann, Brunnthaler, Chodat, Lemmermann). Für norwegische Seen vermutet Huitfeldt-Kaas, daß das seltenere *Dinobryon stipitatum* eine frühere Blütezeit habe als *D. sertularia*, und in den Altwässern der Donau bei Wien stellte Brunnthaler fest, daß von den drei dort beobachteten Formen *D. sertularia var. thyrsoideum* nur in der kälteren Jahreszeit vorkommt (Januar-März) und im Januar geradezu dominiert, *D. divergens* erlangt gewöhnlich im Mai sein Maximum, *D. sociale* aber im Juni.

Synura uvella endlich möge als Beispiel eines Planktonten angeführt werden, der vielfach unter dem Eise, mitten im Winter also, sein Entwicklungsmaximum erreicht.

Unter den Rhizopoden, denen überdies bei der Planktonproduktion nur zumeist eine untergeordnete Rolle zugewiesen ist, dürfte

Digitized by Google

Difflugia hydrostatica eine Sommerform sein. In den Montigglerseen ist sie von Juni bis August in großer Zahl vertreten, im September ein starker Rückgang zu konstatieren, und Ende Oktober ist sie nur noch ganz vereinzelt zu finden (Huber). Die Heliozoen scheinen mehr während der kühleren Jahreszeit im Frühling (auf Island) oder auch im Herbst bzw. Winter (dänische Seen und Alpenseen) zur größten Entfaltung zu kommen. Im Genfersee und lac d'Annecy scheint ihr Maximum mit dem der Dinobryen zusammenzufallen, von denen sie sich nähren.

Ähnliche Faktoren dürften auch die Produktionsmaxima gewisser Infusorien beeinflussen. Im Annecysee fällt nach le Roux ihr Maximum (Herbst und Anfang Winter) mit dem der Diatomeen zusammen, die ihnen zur Nahrung dienen. Namentlich *Coleps hirtus* ist ein arger Räuber, der nach den Beobachtungen von Wesenberg-Lund in Aquarien Infusorien und Flagellaten angreift, aber auch tote Daphnien verzehrt und so vielleicht unter den Planktonten das Amt der Sanitätspolizei versieht.

Im Katzensee beobachtete Amberg ein Infusorienmaximum im April und ein Hauptmaximum im November und Dezember. In dänischen Seen haben die meisten Planktoninfusorien ein erstaunlich kurzes und scharf abgesetztes Maximum, das sich selten länger als über 1 oder $1^1/_2$ Monate erstreckt und gewöhnlich im Frühling auftritt (*Didinium, Dileptus, Bursaria, Tintinnidium, Staurophrya*).

Im übrigen sind die Infusorien teils perennierende, teils temporäre Planktonten; letzteres wird z. B. von den passiv limnetischen Infusorien behauptet, die im Katzensee im Sommer nach Amberg fehlen sollen. Eine Charakterform des winterlichen Planktons der Rheingegend ist *Holophrya nigricans* (nach Lauterborn).

Die Rotatorien, neben den Krustern die wichtigsten Vertreter des Zooplanktons, sind in dänischen Seen nur während des Mai und Juni vorherrschend. Auch in den Altwässern der Donau bei Wien erreichen sie um diese Zeit ihr Hauptmaximum, dem im Herbst ein Nebenmaximum zu folgen pflegt (Fig. 260).

Im speziellen wird der Kurvenverlauf wesentlich durch die Art der Fortpflanzung bedingt. Ausgenommen *Notholca acuminata* und *striata* erreichen nach Wesenberg-Lund alle monocyclischen Rotatorien ihr Maximum während der höchsten Wassertemperaturen; die poly- und dicyclischen dagegen im Mai und im Herbst (September-Oktober), wobei das Frühlingsmaximum gewöhnlich zugleich das Hauptmaximum darstellt. Es fällt in die Zeit, da das Diatomeenmaximum im Rückgang begriffen ist und das der Cyanophyceen und Ceratien nocht nicht begonnen hat.

Digitized by Google

Auch die Größe der Wohngewässer ist auf den Kurvenverlauf nicht ohne Einfluß. Wesenberg-Lund machte diesbezüglich an größeren (Furesee) und kleineren (Vejle- und Soellerodsee) Seen, die ihr Wasser in den Furesee entleeren, folgende interessante Beobachtung. Spezies, die konstante Bewohner des zentralen Teiles der kleinen Seen und der pelagischen Region des Furesees sind, erreichen ihr Maximum in den kleineren Seen etwa 3 Wochen früher als im Furesee (*Polyarthra-, Triarthra-, Asplanchna*arten).

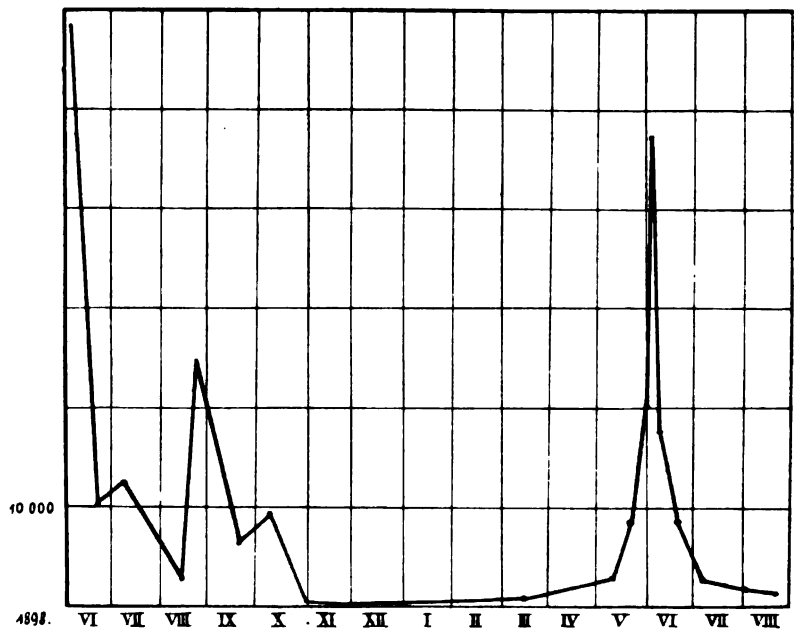


Fig. 260. Jahreskurve der Rotatorien in den Altwässern der Donau bei Wien. (Nach Steuer.)

In den großen Seen steigt ferner das Rotiferenmaximum am Ufer etwa um eine Woche früher an als im zentralen Teil. Diese Beobachtung spricht dafür, daß auch bei diesen Planktonten die neue Generation nur aus jenen Dauereiern hervorgeht, die am Schlusse der letzten Saison in Ufernähe abgesunken waren, während alle jene Keime, die in die größeren Tiefen der Seemitte gelangt sind, früher oder später zugrunde gehen. Durch die Frühlingsstürme werden mutmaßlich alljährlich die am Ufer geborenen Tiere in den See hinaus getrieben.

Nur die Produktion einiger der wichtigsten Rädertiere kann im folgenden kurz besprochen werden.

Digitized by Google

Unter den Synchaeten sind die Arten *S. tremula* und *pectinata* vielfach perennierend. Erstere, eine im Winter nicht seltene Form, zeigt ein (namentlich in kleinen Seen erhebliches) Frühlingsmaximum (April-Mai), das durch das Auftreten zahlreicher Männchen charakterisiert ist, und ein Herbstmaximum (Oktober-November). *Synchaeta pectinata* erreicht in großen dänischen Seen nur ein Maximum (Mai-Juni) bei 13—16°, in Teichen aber ein bedeutendes Frühlingsmaximum (April-Mai) und ein schwächeres Herbstmaximum. Auch im Bereich des Illinois River ist sie nach Hempel im Mai und November besonders häufig, spärlich oder nicht beobachtet von Juni bis August. Amberg nennt *Synchaeta pectinata* ein Wintertier des Katzensees, und ähnlich äußert sich Marsh bezüglich zweier nordamerikanischer Seen. In norwegischen Seen soll sie von Juni bis Oktober fehlen, im Zürichsee während der Sommermonate seltener sein, auch in holsteinischen Seen nach Voigt um diese Zeit gewöhnlich fehlen.

So wie *S. pectinata* dürfte auch *Polyarthra platyptera* dicyclisch sein, jedenfalls in den größeren Seen, während sie in Teichen und kleineren Seen polycyclisch ist.

Maxima werden u. a. für folgende Zeiten angegeben: im Neuenburgersee für Juni (Fuhrmann), im Vierwaldstättersee für Juli und August (Burckhardt), in den Stuhmerseen für Juli (Seligo), in der Oder für März (Zimmer), in einem finnischen See (Valkea Mustajärvi) wieder für August (Levander). Im Zürichsee fällt das erste Maximum auf den Juni, das zweite auf die Monate September und Oktober (Lozeron), und ähnlich ist wohl auch der Kurvenverlauf in den holsteinischen Seen und im Achensee. Hier weist Brehm darauf hin, daß in diesem See, wie in Hochgebirgseen, die Phänomene der Sommermonate in den Herbst verlegt werden. Dasselbe scheint auch für nordamerikanische Seen zu gelten, wo in einem Jahre im Winnebagosee sogar eine sehr starke Produktion von Marsh im Februar und März beobachtet wurde. Hempel hält unsere Form direkt für eine Kaltwasserform, die im Illinoisrivergebiet sich namentlich während der Monate Dezember, Januar bis März stark entwickeln soll, um im Juni ihr Minimum zu erreichen. Im isländischen Thingvallavatn wurde sie nur im Juli in großer Menge beobachtet.

Asplanchna priodonta ist perennierend; die Maxima fallen auf den Frühling und Herbst; in den Alpenseen scheint indessen das Hauptmaximum vielfach stark in die kalte Jahreszeit verlegt zu sein.

Von den weitverbreiteten *Notholca*arten werden *N. striata* und *acuminata* bald perennierend, bald nur im Winter angetroffen. *Notholca longispina* ist in großen Seen perennierend, mit einem Maximum im

Digitized by Google

Mai bis August, in Teichen und kleinen Seen aber dicyclisch. Im Achensee fällt das Frühlingsmaximum schon in die Zeit von März und April, das Hauptmaximum beginnt im August. Auf die Sommermonate fällt auch die höchste Entwicklung in den holsteinischen Seen (Juli, August), im Neuenburgersee (Juni, Juli), Gardasee (Juli), Vierwaldstättersee (August). Ausnahmsweise kann sie auch im Winter zu großer Entwicklung kommen, wie z. B. im Altrhein und in nordamerikanischen Flüssen und Seen.

Anuraea cochlearis erreicht in dänischen und finnischen Seen im Mai und Juni ihr Maximum. Seligo fand im Barlewitzer See ein reichliches Auftreten im Mai bei einer Temperatur von 13°, in den holsteinischen Seen ist sie im Juli am häufigsten. In den Alpen finden wir bald ein Maximum im Sommer (Zürich-, Vierwaldstätter-, Neuenburgersee), bald ein Frühlings- und Herbstmaximum (Lützel-, Katzen- und Achensee). Eine zweite Art, *Anuraea aculeata*, findet sich in größter Menge bei einer Temperatur von 4—13° in dänischen Seen vom April bis Juni, in den Alpenseen ist sie bald Winterform, bald Sommertier. *Triarthra longiseta* hat nach Wesenberg-Lund in großen Seen nur eine Hauptvermehrungsperiode von April bis Mai, in kleineren Seen noch eine zweite im Herbst. Im Vierwaldstättersee wird mitten im Winter das Maximum erreicht, im Neuenburgersee Ende Juli.

Wie wir sehen, weisen die Produktionskurven der Rotatorien große, lokale Verschiedenheiten auf.

Wesentlich einheitlicher ist der Entwicklungsgang der Cladoceren. Namentlich in den nordeuropäischen Seen sind die wichtigsten Arten fast ausnahmslos Sommerformen und erreichen zur Zeit der höchsten Sommertemperatur ihr Maximum (so *Diaphanosoma brachyurum, Ceriodaphnia quadrata, Leptodora hyalina, Bythotrephes longimanus* u. a.), oder aber es lassen sich deutlich ein Frühlings- und ein Herbstmaximum unterscheiden, so bei *Bosmina coregoni*, bisweilen auch bei *Bosmina longirostris*. Jedenfalls setzt im Herbst die Sexualperiode ein, es treten Männchen auf, die Weibchen tragen Ephippien, und über Winter sind meist keine oder nur sehr wenige Individuen zu finden, wie z. B. von *Daphnia cucullata*.

Deutlich zeigt sich der Einfluß der Wärme auf den Gang der Entwicklung, indem z. B. bei *Diaphanosoma brachyurum* die Sexualperiode in wärmeren Jahren reichlicher ausfällt als in kühlen.

Je weiter wir nach Süden gehen, desto länger währt im allgemeinen die Schwärmzeit; auch der Beginn der Sexualperiode erfährt mitunter eine Verschiebung. Es treten nämlich nach Lilljeborg

Digitized by Google

z. B. die ersten Männchen von *Bythotrephes longimanus* im hohen Norden schon im Juli auf, in Mittel- und Südschweden erst im August oder gar Oktober.

In den Alpenseen aber sind manche der planktonischen Cladoceren perennierend oder nur ein oder zwei Monate im Winter nicht zu finden und die digene Fortpflanzung erleidet eine weitere Verzögerung oder tritt gegenüber der parthenogenetischen sehr in den Hintergrund. So findet z. B. die Dauereibildung bei dem eben erwähnten *Bythotrephes* in Schweden von August bis Oktober statt, in dänischen Seen im Oktober und November, im Vierwaldstättersee aber von November bis Januar. In Schweden fehlt diese Cladocere im winterlichen Plankton vom Oktober bis Juni, in dänischen Seen von Ende November bis Mai, im Bodensee von Dezember bis April (nach Weismann), im Vierwaldstättersee aber wurde sie von Burckhardt nur im Februar nicht gesehen und im Neuenburgersee endlich ist sie perennierend.

Eine erheblich späte und kurze Schwärmzeit hat *Diaphanosoma* im Lac de Bret (Linder), nämlich von August bis Oktober, sowie im Vierwaldstättersee, wo sie nach Burckhardt erst im September erscheint, im folgenden Monat das Maximum erreicht, im Oktober schon stark zurückgeht und im November nur noch in vereinzelten Exemplaren zu finden ist. In dem weit flacheren und kleineren Teilbecken des Alpnacher Sees aber dauert die Schwärmzeit schon bedeutend länger, nämlich von Juni bis in den November, mit einem Maximum im Juli, das erheblich reicher ist als das im Vierwaldstätter Hauptbecken.

An *Bosmina longirostris* wurde mehrfach die Beobachtung gemacht, daß sie im Uferwasser perennierend ist, in den zentralen Seeteilen dagegen zeigt ihre Kurve Unterbrechungen zur Zeit der Minimalentwicklung im Uferwasser.

Unter den Cyclopiden sind *Cyclops leuckarti* und *oithonoides* jedenfalls Sommerformen mit einem Produktionsmaximum, das in die Zeit von April bis Juli fällt. Nach Wolf kommen sie allerdings in einigen Seen erst im Herbst zur Herrschaft und treten dann an die Stelle des im Sommer in großer Volksstärke auftretenden *Cyclops strenuus*. Während z. B. im Frühling im Bodensee Wolf kein einziges Exemplar von *Cyclops leuckarti* finden konnte, bildete diese Art im September den Hauptbestandteil des Copepodenplanktons. In anderen Seen spielt *Cyclops oithonoides* die Rolle des *Cyclops leuckarti*. *Cyclops strenuus*, eine häufige Kaltwasserform, zeigt gewöhnlich zwei Maxima, von denen das Hauptmaximum bisweilen sich bis in den Winter

Digitized by Google

hinein verzögert. In den Hochalpenseen (Raschilsee, 2230 m) scheint nur ein Maximum vorzukommen (Klausener).

Der Achensee nimmt insofern eine Mittelstellung ein, als er zwar noch wie die Seen der Ebene zwei Maxima des *Cyclops strenuus* aufweist, diese aber so zusammengerückt sind, daß keines in den Winter fällt (Brehm).

Indessen müssen wir jetzt, wie wir schon früher (s. S. 262) ausführten, bei diesem Copepoden gewisse biologische Varietäten unterscheiden. Eine „rein pelagische Form", wie sie z. B. im Bodensee vorkommt, weist nur eine Fortpflanzungsperiode, meist im Mai, auf, eine zweite „Form kleiner Seen und Teiche" kommt in 6 jährlichen Generationen sechsmal zu maximaler Entwicklung. Interessant ist die Zeitdauer, in der die einzelnen Maxima aufeinander folgen, was aus folgender Tabelle ersichtlich ist:

1. Maximum	19. März	1902	43	Tage
2. „	1. Mai	„	57	„
3. „	27. Juni	„	52	„
4. „	18. August	„	40	„
5. „	27. September	„	98	„
6. „	3. Januar	1903	75	„
1. „	19. März	?		

Frühjahr und Herbst bieten somit die günstigsten Entwicklungsbedingungen, eine kleine Hemmung tritt in den Sommermonaten ein, und durch die winterlichen Verhältnisse wird die Entwicklung am bedeutendsten verzögert.

Unter den Centropagiden möchte ich vor allem den so häufigen *Diaptomus gracilis* als Beispiel einer typisch dicyclischen Form anführen, wenngleich wir das ganze Jahr hindurch gewöhnlich geschlechtsreife Individuen antreffen — wenn nicht im freien Wasser, so doch in Ufernähe. In der Regel ist das Frühlingsmaximum das bedeutendere und pflegt in die Zeit von April bis Juli zu fallen. Die Entwicklung des Nebenmaximums kann sich vom September an bis in den April verschieben. Wechselnde Nahrungsverhältnisse, insbesondere plötzliche, mächtige Entfaltung mancher Diatomeenarten mitten im Winter mögen die Zeit bestimmen, wann das zweite Maximum einsetzt, und vielleicht auch seine wechselnde Höhe veranlassen. Der einzige tropische *Diaptomus*, über dessen Lebenslauf wir einiges wissen, *Diaptomus annae* aus dem Colombosee auf Ceylon, erscheint während der Regenzeit im Mai, vielleicht schon etwas früher, nimmt mit Abnahme des Regens an Zahl zu, wird aber schon zur Zeit der größten Trockenheit wieder seltener (Apstein).

Wir haben im vorhergehenden den Verlauf der Jahreskurven

Digitized by Google

einiger Limnoplanktonten kennen gelernt. Aus der Vereinigung der Kurven aller seiner Komponenten müssen wir die Produktivitätskurve des gesamten Planktons für einen bestimmten See oder Seeabschnitt erhalten. Indessen wurden solche Kurven bisher fast ausnahmslos nicht durch Zählungen der einzelnen Formen, sondern auf dem einfacheren Wege durch Bestimmung des Rohvolumens gewonnen. Die Maxima, die sie anzeigen, beziehen sich meist auf die Maximalentwicklung des Phytoplanktons, und da dieses als „Urnahrung" der übrigen Vertreter des Limnobios von größter Wichtigkeit ist, genügen auch solche Rohvolumenkurven in Verbindung mit einem genauen Planktonkalender vielfach, um annähernd ein richtiges Bild vom Stoffwechselkreislauf eines Sees zu geben.

So zeigt z. B. die Kurve des Zürichsees (Fig. 261) zwei Maxima: das eine gegen Ende des Winters und zu Beginn des Frühlings, das andere im Spätsommer bzw. zu Beginn des Herbstes. Die Minima fallen dementsprechend an den Beginn des Winters bzw. ins Frühjahr und an den Sommeranfang.

Sehr schön ist hier zu sehen, in welcher Weise das Auftreten der einzelnen Phytoplanktonten den Verlauf der Jahreskurve bestimmt. So ist das Maximum vom 2. Dezember 1900 durchaus ein Oscillatorienmaximum, das vom 16. August ein Maximum von *Fragilaria*, das vom 30. September ein solches von *Tabellaria*. Das große Frühlingsmaximum ist bedingt durch die aufeinanderfolgenden Maxima von *Oscillatoria*, *Asterionella* und *Tabellaria*. Lozeron

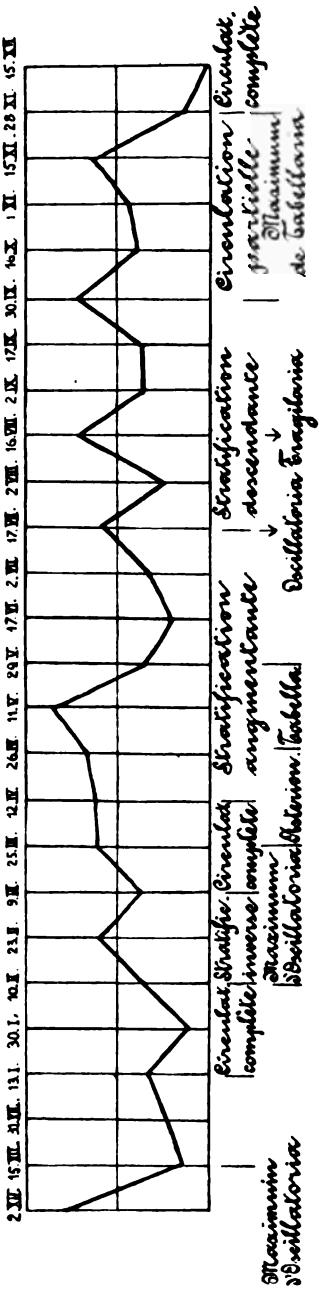


Fig. 261. Planktonkurve des Zürichsees. (Nach Lozeron.)

Digitized by Google

hat ferner Beziehungen zwischen dem Kurvenverlauf und der Thermik des Sees aufgedeckt, und es ergab sich dabei folgendes: das erste Maximum korrespondiert mit dem Ende der Zirkulationsperiode und dem Beginn der Stratifikation, das zweite mit dem Ende der Stratifikation. Die Minima finden sich beim Beginn der Periode der großen Zirkulation und beim Beginn der Stratifikation.

Daß namentlich systematisch einander nahestehende Planktonten nicht zur selben Zeit in ihre Perioden stärkster Vermehrung eintreten, sondern daß ihre Produktionsmaxima in einem mehr minder bestimmten Rhythmus aufeinanderfolgen, spricht für die streng durchgeführte Ökonomie im Haushalte des Limnobios; wir sehen dieses Prinzip in schönster Weise bei der Produktion der wichtigsten Zooplanktonten, der Krebse, durchgeführt.

Es bewegt sich, wie Birge gezeigt hat, im Mendota Lake die Gesamtheit der limnetischen Krebsbevölkerung in einem komplizierten Entwicklungsrhythmus, der in durchaus ähnlicher Weise jährlich wiederkehrt. Dabei wird in diesem See wie in vielen europäischen die Jahreskurve der Crustaceen hauptsächlich durch die perennierenden Arten bestimmt, während die periodischen Formen erst im Herbst und auch dann nur in unbedeutendem Maße den Verlauf der Gesamtkurve zu beeinflussen vermögen.

Der Greenlake beherbergt zwei *Diaptomus*-Arten, *D. minutus* und *sicilis*, von denen der erstere in den Monaten Juli bis Dezember, der zweite von Ende September oder Anfang Oktober bis Anfang Juli gefunden wird.

Auch im deutschen Titisee (in Baden) alternieren die Fortpflanzungszeiten der beiden dort vorkommenden Diaptomiden (*D. denticornis* und *laciniatus*).

Nur selten vermögen die höher organisierten Planktonten durch ihre zeitweiligen Produktionsmaxima die Jahreskurve des gesamten Planktons zu beeinflussen; am häufigsten vielleicht noch die Rotatorien. Namentlich für seichtere Seen ist das Phytoplankton ausschlaggebend, wenn auch bisweilen Zooplanktonten stark in den Vordergrund treten, denen man eine größere Bedeutung kaum zumuten würde, so dem *Eurycercus lamellatus* im Winnebago-See.

Bei der großen Verschiedenheit, die das Limnoplankton in qualitativer wie in quantitativer Hinsicht aufweist, ist zu erwarten, daß auch der Verlauf der Jahreskurve in den einzelnen Seen sich recht verschieden gestalten wird. Trotz dieser Verschiedenheiten dürfte es mit der Zeit möglich werden, aus dieser scheinbar gesetzlosen Vielheit Gesetze von allgemeinerer Geltung abzuleiten. Der Vergleich

Digitized by Google

der Planktonproduktivität des tieferen Greenlake und des seichteren Winnebagosees hat z. B. Marsh zu der Ansicht geführt, daß ganz allgemein tiefere Seen im Winter-, seichtere aber im Sommerhalbjahr größere Planktonbeträge zu verzeichnen haben, daß also mit anderen Worten die Planktonmaxima sich mit zunehmender Tiefe des Sees gegen den Winter zu verschieben. Dies wird zu erklären sein aus dem Umstand, daß tiefe Seen im allgemeinen später zufrieren und daher über einen für eine längere Epoche ausreichenden Sauerstoffvorrat verfügen, während in flacheren Seen infolge der höheren Wassertemperaturen und der relativ großen Bodenfläche, auf der wegen der intensiven Bestrahlung ein reicher Pflanzenwuchs mög lich ist, im Zusammenhang mit dem reichen Benthos sich auch ein reicheres Plankton zur Sommerzeit wird entfalten können.

Da, wie früher mitgeteilt wurde, zur Zeit des Wasserfrühlings zahlreiche Planktonten vom Ufer her gegen die Seemitte vordringen, weil sie im seichten Uferwasser geboren wurden, müssen wir annehmen, daß auch Maximalwerte der Planktonproduktion zuerst in Ufernähe zur Beobachtung kommen. Das ist nun auch tatsächlich der Fall. Yung hat gezeigt, daß am Genfersee das Frühlingsmaximum in der Nähe von Genf über 30 m tiefem Grund im Jahre 1898 Ende Mai entsteht, bei Montreaux dagegen über 130 m Tiefe erst Mitte Juni nachweisbar ist.

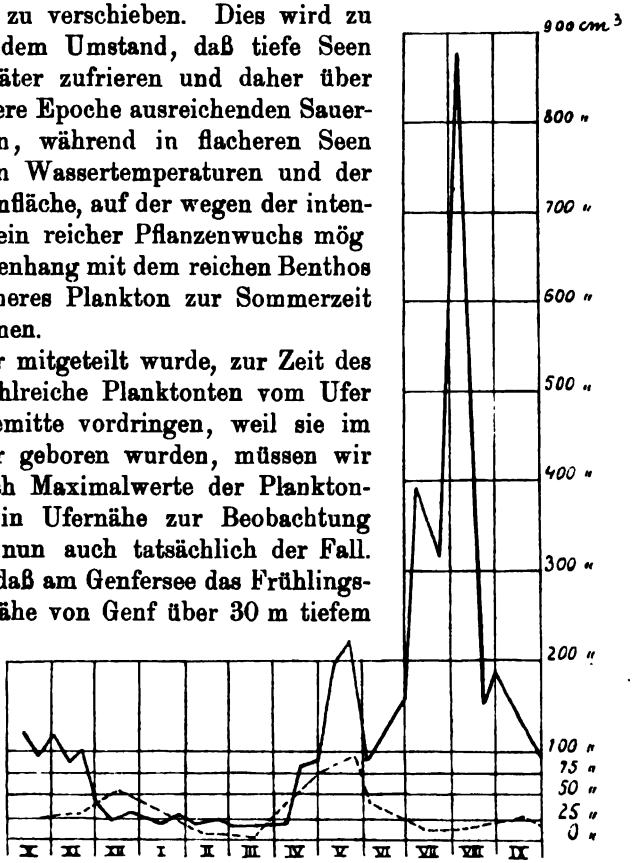


Fig. 262. Kurven für das Planktonvolumen aus 40 m Tiefe aus dem Plöner- und Neuenburger See. (Nach Fuhrmann.)
— — Plöner See 1895—1896; Neuenburger See 1897—1898.

Aus dem vorstehenden wird weiter verständlich, in welchem Grade die Art der Zusammensetzung des Planktons, speziell des Phytoplanktons, den Verlauf der Gesamtplanktonkurve beeinflußt. Im allgemeinen wird eine reichliche Schizophyceenflora, gar wenn sie zur Bildung der Wasserblüte führt, eine Verlegung der maximalen Planktonproduktion nach der warmen Jahreszeit, reiche Diatomeen-

Digitized by Google

flora dagegen eine solche nach der kühleren Zeit bedingen. Nun spielen Schizophyceen als Warmwasserformen sowohl in nordischen wie in Alpenseen eine untergeordnete Rolle; folglich werden die Produktionmaxima hier hauptsächlich durch die Wucherungsperioden ausgesprochener Kaltwasserformen hervorgerufen werden. Im Neuenburgersee, in dessen Plankton nur *Asterionella, Fragilaria, Cyclotella* und *Dinobryon* quantitativ in Betracht kommen, beobachten wir einen nicht unbedeutenden Anstieg der Kurve im Dezember, und dasselbe Phänomen zeigt auch der Genfersee (Fuhrmann, Yung). Später aber, im Juli und August, wird in beiden Seen ein Tiefstand der Planktonproduktion erreicht zu einer Zeit, da in den Schizophyceenseen der norddeutschen Tiefebene die Jahreskurve ihr Maximum zu erreichen pflegt (Fig. 262).

Rein theoretisch betrachtet sollte in höheren Breiten in Anbetracht des lange dauernden Winters die Planktonkurve von ihrem entsprechend ausgedehnten Tiefstand sich während des kurzen Sommers, also nur einmal im Jahre, zu einem Maximum erheben und dann alsbald zum Winterminimum wieder abfallen. Das wäre tatsächlich auch der Fall, wenn nicht bisweilen das Vortreten extremer Kaltwasserformen eine Ausdehnung der Produktion gegen den Winter zu ermöglichen würde. Indessen ist es auffallend, daß überall dort, wo im Plankton reichlich Warmwasserformen vorkommen, die Jahreskurve tatsächlich nur zu einem Maximum ansteigt, wie vielfach in den holsteinischen und westpreußischen Seen. Dabei sind, nebenbei bemerkt, Aufstieg und Abfall meist auffallend steil.

In südlicheren Breiten wird sich notwendigerweise die Phase reger Produktion auf eine längere Zeit erstrecken können.

Allerdings kann, wie leicht einzusehen, die Planktonproduktion nicht allzulange in maximaler Höhe fortbestehen; namentlich die rasch aufgebrauchten Baumaterialien des Phytoplanktons, nicht minder die über das Optimum ansteigende sommerliche Wasserwärme, die lange dauernde Sommerstagnation setzen nicht nur der weiteren Vermehrung ein Ziel, sondern bedingen geradezu einen Abfall der Planktonkurve zu einem Minimum, das zuweilen bis zum Tiefstand des Winterminimums herabsinken kann und gewissermaßen die Sommerruhe der Planktonten zum Ausdruck bringt. Hand in Hand damit geht aber zugleich gewöhnlich eine Verschiebung des (einzigen) Mittsommermaximum gegen die kühlere Frühlingszeit, und wir können dann von einem Frühlingsmaximum sprechen. Ein langer, günstiger Herbst erzeugt dann gewöhnlich noch eine zweite Steigerung der Produktion im Herbst, das Herbstmaximum. Vielfach ist es unbedeutend, wie ein letztes Aufflackern eingeschläferten Lebens.

Digitized by Google

Über den Verlauf der Jahreskurven des Planktons in den Seen der Tropen fehlen uns noch genauere Daten. Nach den bisherigen Angaben läßt sich immerhin soviel mit Sicherheit feststellen, daß auch in diesen Seen eine jährliche Häufigkeitschwankung existiert. Spärliches Material liegt auch bezüglich der Frage vor, in welcher Weise die Jahreskurve in den einzelnen Jahrgängen variiert. Die Ursachen dieser Schwankungen sind etwa folgende:

Zunächst ist schon die qualitative Zusammensetzung des Planktons durchaus nicht allzeit genau dieselbe, und dies wird vor allem auf Niveauschwankungen der Seen zurückzuführen sein. Eine Vermehrung der Wassermassen durch Stauung wird nach unseren bisherigen Erfahrungen wohl eine Verarmung des Limnoplanktons zur Folge haben, eine allmähliche Verlandung dagegen eine Anreicherung bedingen. So hatte ich schon vor Jahren an die äußerst spärlichen Funde einer Cladocere, *Daphnia hyalina*, in einem abgebauten Donauarm bei Wien die Bemerkung geknüpft, daß wir es hier offenbar mit einem neuen Eindringling zu tun haben, der bei vorschreitender Verlandung und zunehmender Besiedlung des Grundes mit Wasserpflanzen in diesem Gebiete mit der Zeit häufiger werden dürfte.

Sehr lehrreich sind in dieser Hinsicht die schon durch viele Jahre fortgesetzten Untersuchungen der Schweizer Planktologen am Zürichsee. In ihm ist *Tabellaria fenestrata* erst im Jahre 1896 zum ersten Male aufgetreten und hat sich sofort mit großer Geschwindigkeit in ihm vermehrt. Im Jahre 1899 stellte weiter in demselben See Heuscher das Vorkommen von *Daphnia cucullata* fest, einer Cladocere, die man vorher dort nie gesehen hatte. Im ersten Jahre war sie noch recht selten, im Frühjahr 1900 schon viel zahlreicher, im November desselben Jahres überstieg sie schon an Zahl die hier heimische *Daphnia hyalina*. Im Jahre 1901 hatte sich der Eindringling bereits so stark vermehrt, daß er im September nahezu die Gesamtheit des Zooplanktons darstellte; es waren neben ihm nur wenige andere Cladoceren oder Copepoden zu finden (Lozeron). Besonders scheint die Produktion der *Daphnia hyalina* durch die Invasion der zwar kleineren aber widerstandsfähigeren und lebhafteren *Daphnia cucculata* beeinträchtigt worden zu sein.

Ein Seitenstück ist der würtembergische *Diaptomus gracilis*, der sich nach Wolf in den Teichen der nächsten Umgebung Stuttgarts sicher „erst seit wenigen Jahren angesiedelt haben kann". Solche Veränderungen in der Zusammensetzung des Planktons können auf den Verlauf der Jahreskurve nicht ohne Einfluß bleiben.

Ein weiterer bedeutungsvoller Faktor sind klimatische Verhältnisse.

Digitized by Google

Wir können „gute“ und „schlechte“ Planktonjahre unterscheiden, Jahre, in denen die Planktonkurve offenbar in normaler Weise abläuft und solche, wo abnorme Witterungsverhältnisse auch Störungen in der Planktonproduktion zur Folge haben. Le Roux hat sich der dankenswerten Mühe unterzogen, die Rohvolumenkurve des wiederholt erwähnten lac d'Annecy durch 11 Jahre, von 1895—1905, aufzunehmen. Wir sehen da zunächst abnorme, fast eingipflige Kurven (1903).

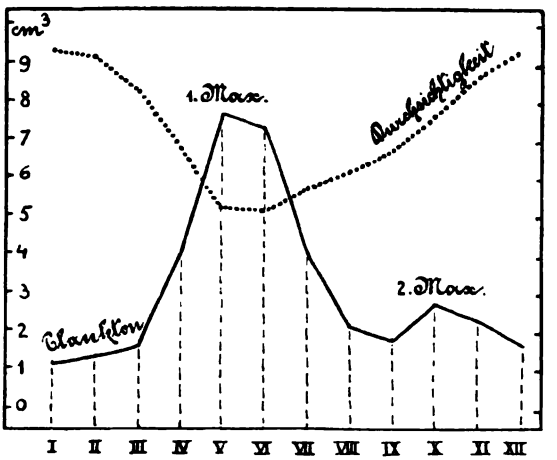


Fig. 263. Planktonquantität und Transparenz des lac d'Annecy in den einzelnen Monaten auf Grund zehnjähriger Beobachtungen. (Nach Le Roux.)

Im Jahre 1901 ist das Nebenmaximum kaum angedeutet, im folgenden Jahre etwas deutlicher, recht erheblich im Jahre 1897, dem Frühlingsmaximum nahezu gleich im Jahre 1898.

Zum mindesten haben solche, über viele Jahre ausgedehnte quantitative Untersuchungen den einen Wert, uns von der Planktonproduktion solcher Seen gute Mittelwerte zu geben (Fig. 263).

Der Durchschnittsplanktonertrag des erwähnten Annecy-Sees ist:

im Winter (Januar bis März) . . .	1,390	ccm	pro	qm	Oberfläche
„ Frühling (April bis Juni) . . .	6,354	„	„	„	„
„ Sommer (Juli bis September) .	2,803	„	„	„	„
„ Herbst (Oktober bis Dezember)	2,280	„	„	„	„

Literatur.

1. Amberg, O. (s. p. 46 Nr. 1).
2. Apstein, C. (s. p. 120 Nr. 2).
3. Bachmann, H. (s. p. 17 Nr. 2).
4. Birge, E. A. (s. p. 71 Nr. 4).
5. Brehm, V. (s. p. 289 Nr. 7).
6. Brunnthaler, J. Die Algen und Schizophyceen der Altwässer der Donau bei Wien. Verh. zool. bol. Ges. Wien. Bd. 57. 1907.
7. Burckhardt, G. (s. p. 71 Nr. 6).
8. Chodat, R. (s. p. 71 Nr. 7).
9. Frenzel, J. Die Diatomeen und ihr Schicksal. Naturw. Wochenschrift. Bd. 12. Nr. 14. 1897.

Digitized by Google

10. Fuhrmann, O. (s. p. 352 Nr. 13).
11. Haecker, V. Über die Fortpflanzung der limnetischen Copepoden des Titisees. Berichte der Naturf. Ges. Freiburg. Bd 12. 1901.
12. Hempel, A. A list of the Protozoa and Rotifera found in the Illinois River ... Bull. Illin. State Laboratory. Bd. 5. 1898.
13. Huber, G. (s. p. 72 Nr. 23).
14. Huitfeldt-Kaas, H. (s. p. 120 Nr. 25).
15. Juday, Ch. (s. p. 352 Nr. 19).
16. Klausener, C. Jahreszyklus der Fauna eines hochgelegenen Alpensees. Internat. Revue d. ges. Hydrob. u. Hydrograph. Bd. 1. 1908.
17. Lagerheim, G. Beitr. z. Flora der Bäreninseln. Bih. til kongl. swenska Vetensk. Akad. Handl. Bd. 26. 1900.
18. Lauterborn, R. Über Periodizität im Auftreten u. in d. Fortpflanzg. einiger pelag. Organismen des Rheins. Verh. nat. med. Ver. Heidelberg. Bd. 3. 1893.
19. Lauterborn, R. Protozoen-Studien V. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 90. 1908.
20. Lemmermann, E. Beiträge z. K. d. Planktonalgen XV. Das Phytoplankton einiger Plöner Seen. Forschgs.-Berichte Plön. Bd. 10. 1903.
21. Lemmermann, E. (s. p. 419 Nr. 20).
22. Le Roux, M. (s. p. 290 Nr. 25).
23. Levander, K. M. Beitr. z. Kenntnis des Sees Valkea-Mustajärvi. . Acta soc. pro fauna et flora fennica Bd. 28. 1906.
24. Lilljeborg, W. (s. p. 534 Nr. 28).
25. Linder, Ch. (s. p. 352 Nr. 23).
26. Lozeron, H. (s. p. 98 Nr. 28).
27. Marsh, C. D. (s. p. 72 Nr. 30).
28. Ostenfeld, C. H. and Wesenberg-Lund, C. (s. p. 72 Nr. 33).
29. Pfenniger, A. (s. p. 47 Nr. 36).
30. Ruttner, F. Die Mikroflora der Prager Wasserleitung. Arch. d. naturw. Landesdurchf. v. Böhmen. Bd. 13. 1906.
31. Schmidle, W. (s. p. 187 Nr. 18).
32. Schorler, B., Thallwitz, J. u. Schiller, K. (s. p. 352 Nr. 30).
33. Seligo, A. (s. p. 48 Nr. 44).
34. Seligo, A. (s. p. 48 Nr. 45).
35. Steuer, A. (s. p. 101 Nr. 10).
36. Tanner-Fülleborn, Contribution à l'étude des lacs alpin. Bulletin de l'Herb. Boissier 2. Ser. F. 7. 1907.
37. Vanhöffen, E. (s. p. 187 Nr. 22).
38. Voigt, M. Einige Ergebnisse aus den Untersuchungen ostholstein. Seen. Forschsb. Plön. Bd. 9. 1902.
39. Weismann, A. (s. p. 274 Nr. 48).
40. Wesenberg-Lund, C. (s. p. 17 Nr. 19).
41. West, W. and G. S. A further contribution to the freshwater plankton of the roy. soc. of. Edinburgh. Bd. 41. 1905.
42. West, W. and West, G. S. The british freshwater phytoplankton. Proc. Roy. society. Serie B. Bd. 81. 1909.
43. Whipple, G. C. Some observations on the growth of Diatoms in surface waters. Technology Quarterly 1894.

Digitized by Google

44. Wolf, E. (s. p. 72 Nr. 46).
45. Yung, E. (s. p. 353 Nr. 39).
46. Yung, E. Variations quantitatives du plankton dans le lac Liman. Arch. des sc. phys. et nat. de Genève. Bd. 14. 1902.
47. Zimmer, C. (s. p. 420 Nr. 54).

2. Planktonkalender und Jahreskurve des Haliplanktons.

So wie im Süßwasser läßt sich auch im Meere durch fortgesetzte Beobachtung die temporale Planktonverteilung feststellen. Wir bemerken, daß auch im Meere im Laufe eines Jahres Arten verschwinden und durch andere ersetzt werden, während manche Formen jahraus jahrein zu finden sind, daß auch im Haliplankton der Einfluß der Jahreszeiten sich geltend macht, und der Rhythmus im Auftreten und Verschwinden einzelner Planktonten ein mehrminder gesetzmäßiger ist.

Nicht nur in qualitativer, sondern auch in quantitativer Hinsicht läßt sich eine gewisse Regelmäßigkeit feststellen.

Über die Untersuchungsergebnisse der Kieler Biologen in der westlichen Ostsee berichtet z. B. Schütt: „Die eine Form kommt, wächst und verschwindet dann wieder von der Oberfläche und macht einer anderen Form Platz, welche nun für ihre Zeit die Herrschaft behauptet, um dann auch wieder zu weichen, und dieses Spiel wiederholt sich Jahr um Jahr mit derselben Regelmäßigkeit, wie alle Frühjahre die Bäume grün werden und im Herbst ihr Laub abwerfen; und mit ebenso zweifelloser Sicherheit, wie die Kirschen vor den Sonnenblumen blühen, so erreichen auch die Skeletonemen ihren jährlichen Kulminationspunkt früher als die Ceratien. Zwar treten auch hier, wie auf dem Lande, in den verschiedenen Jahreszeiten Verschiedenheiten zutage: in dem einen Jahre ist die Ernte größer, in dem anderen kleiner, in dem einen etwas früher, in dem anderen etwas später, aber der Grundcharakter der Periodizität kann durch diese kleinen Verschiebungen nicht aufgehoben werden. So ist es im Wasser wie auf dem Lande; Schwankungen im kleinen und Gesetzmäßigkeit im großen hier wie dort."

Nichtsdestoweniger ist man späterhin doch vielfach geneigt gewesen, die Regelmäßigkeit im Auftreten und Verschwinden der Planktonten zu überschätzen. Hartlaub berichtet z. B.: „Alle bei Helgoland vertretenen Medusen treten periodisch auf, und zwar herrscht bezüglich der Dauer der Periode die außerordentlichste Regelmäßigkeit. Man kann das Eintreffen der verschiedenen Arten fast auf wenige Tage vorhersagen. So erhielten wir z. B. die ersten Tiaren 1892

Digitized by Google

am 2. Juli — 1893 den 19. Juli. *Rathkea octopunctata* erschien 1892 den 29. Januar — 1893 den 5. Februar usw." Doch schon für das folgende Jahr fügt Hartlaub die Bemerkung bei: „Die in den zwei vorigen Jahren beobachtete Regelmäßigkeit im Auftreten der Medusen hat sich in diesem Sommer weniger bestätigt. Sehr viele Formen sind bedeutend früher erschienen wie sonst, wahrscheinlich infolge der sehr früh eintretenden Wärme des letzten Frühjahres." Dieselbe Erfahrung machte ich bei meinen durch 6 Jahre fortgesetzten Beobachtungen des Planktons aus dem Triester Golf, über dessen temporale Verteilung schon früher Graeffe wertvolle Daten gesammelt hatte. Außerdem verdanken wir noch Planktonkalender für Neapel Schmidtlein und Lo Bianco, Gourret solche für Marseille, Cialona für Messina. Der erste, der die Gesamtheit aller Planktonorganismen in ihren zeitlichen Schwankungen genau erforschte, war Hensen, der zu diesem Zwecke schon im Jahre 1884—85 in monatlichen Intervallen in der westlichen Ostsee fischte. Die genauesten Daten liegen gegenwärtig aus der Kieler Bucht vor, in der Lohmann in den Jahren 1905 und 1906 allwöchentlich einmal Plankton gesammelt hatte.

Ferner lieferte noch Garstang Material zu einem Planktonkalender von Plymouth (England), Delap solches zu einem vom Valencia Harbour (Irland). Über die temporale Planktonverteilung im grönländischen Karajak Fjord stellte Vanhöffen die ersten zusammenhängenden Untersuchungen an und über die des Barentsmeeres Linko.

Im folgenden soll nun an der Hand des Planktonkalenders für den Triester Golf die temporale Planktonverteilung im einzelnen besprochen werden. Die graphischen Darstellungen werden uns am raschesten über die oft nicht unbeträchtlichen Unterschiede in den einzelnen Jahrgängen orientieren, zugleich aber auch die bei manchen Arten überraschende Regelmäßigkeit mit aller Deutlichkeit hervortreten lassen.

Unter den Phytoplanktonten sind die Diatomeen (Fig. 264—267), wie wir früher gehört, vielfach Kaltwasserformen, die im Triester Golf nicht selten im Winter ein „monotones Plankton" erzeugen, das von den Fischern sehr treffend wegen seines gelblichen, flockigen Aussehens „Limonata" genannt wird. Aber auch in der warmen Jahreszeit (Juni, Juli) treten die Phytoplanktonten bisweilen stark in den Vordergrund, ja sie können sogar ähnlich wie im Winter ein typisches monotones Plankton bilden. Von einer solchen sommerlichen Diatomeenwucherung fand ich z. B. Mitte Juli 1905 das Hafenwasser von Brindisi grün verfärbt. Derartige kleine, meist nur kurze Zeit

Digitized by Google

dauernde Sommermaxima sind auch aus den Nordmeeren bekannt geworden, so von Jörgensen, und es ist bezeichnend, daß sie hier wie dort auf Küstengebiete beschränkt bleiben. „Ihr Auftreten läßt sich (meint Gran) am besten erklären, wenn man annimmt, daß irgendein wichtiger Nährstoff durch die reiche Wucherung der Diatomeen so

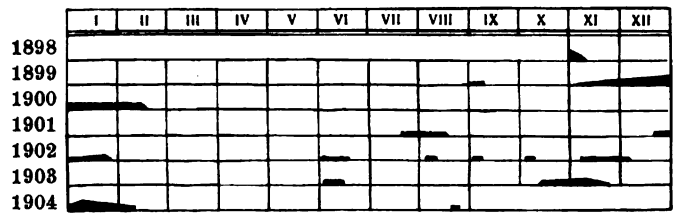


Fig. 264. *Thalassiothrix* und *Asterionella.*

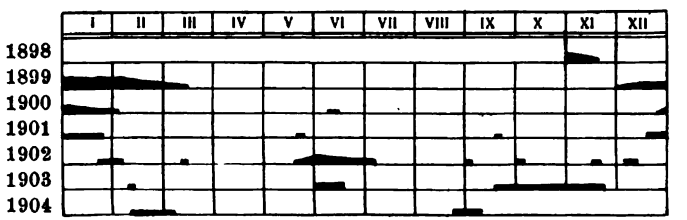


Fig. 265. *Bacteriastrum* und *Chaetoceras.*

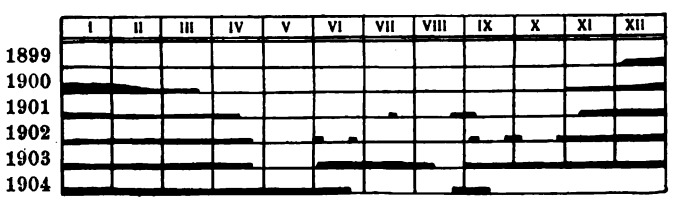


Fig. 266. *Rhizosolenia.*

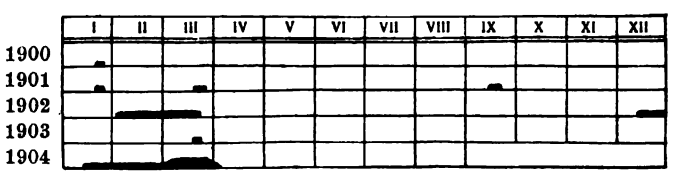


Fig. 267. *Coscinodiscus.*

schnell verbraucht wird, daß das Gleichgewicht gestört wird und die Diatomeen eine Zeit ruhen müssen, bis wieder neue Nährstoffe zugeführt werden. Dicht an der Küste sind ja immer Sporen vorhanden, die sofort die günstigen Entwicklungsbedingungen benutzen können, und hier wird wohl auch eine lebhafte Zufuhr der verschiedenen Nährstoffe vom Lande selbst und durch den Stoffwechsel der

Digitized by Google

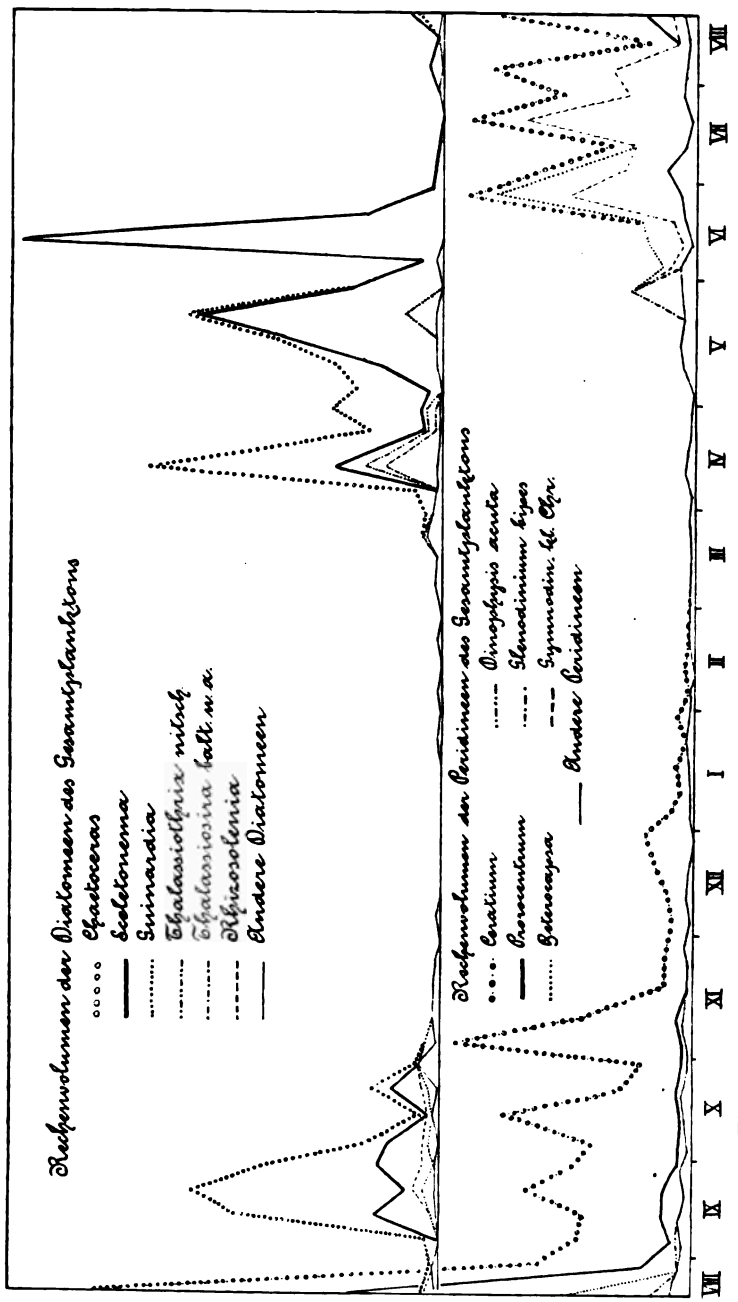


Fig. 268. Massenentwicklung der Planktonpflanzen in der Kieler Bucht. (Nach Lohmann.)

Digitized by Google

litoralen Organismen stattfinden.“ Die Frage, ob sich tatsächlich die neritischen Diatomeenwucherungen nach der Brandtschen Lehre aus dem Gesetze des Minimums erklären lassen oder nicht, ob andere Erklärungsversuche (Nathanson) plausibler sind, mag vorläufig unerörtert bleiben.

Ähnlich wie im Süßwasser machen sich die Diatomeenwucherungen auch im Meere zunächst in Landnähe bemerkbar und schieben sich von da langsam gegen die Hochsee vor. Während z. B. in den Nordmeeren die neritischen Diatomeen schon im März aufblühen, finden wir im offenen Ozean erst Mitte Mai eine lebhafte Wucherung der Diatomeen, die in der Shetlandrinne beginnt und sich von da schnell gegen Norden und Westen fortsetzt. Im Laufe des Sommers hält sich ein Diatomeenmaximum immer im Grenzgebiet zwischen den atlantischen und arktischen Wasserschichten, während ozeanische Diatomeenwolken von verschiedener Zusammensetzung längs der norwegischen Küstenbänke auftreten und verschwinden können.

Zu Anfang des Herbstes, im September, beginnt eine allgemeine Verödung der arktischen Grenzgebiete, und erst im nächsten Mai nimmt die Diatomeenentwicklung wieder mit gewaltiger Schnelligkeit ihren Anfang.

Im allgemeinen kann als Regel gelten, daß die Diatomeen an der nordischen Küste jährlich 2 Hauptmaxima haben, eines im Frühling, eines im Herbst (Fig. 268). Im grönländischen Karajakfjord scheint aber nach den Untersuchungen Vanhöffens nur ein Maximum vom Mai bis anfangs September vorzukommen. Je weiter wir nach Süden vorschreiten, desto früher tritt das Frühlingsmaximum, desto später das Herbstmaximum ein (Fig. 269).

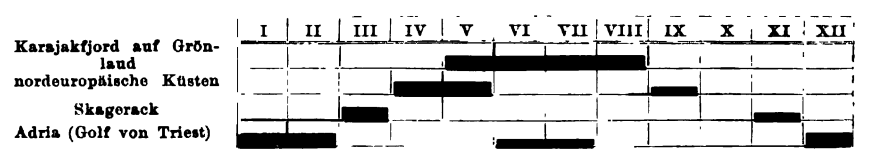


Fig. 269. Schematische Darstellung der temporalen Verteilung der Diatomeenmaxima in nördlichen und südlichen Meeren.

Dieses nach dem Süden zu stetige Auseinanderweichen der Diatomeenmaxima muß notwendigerweise dahin führen, daß es irgendwo im Süden zu einer Vereinigung der beiden Maxima mitten im Winter kommt, und das scheint auch im Mittelmeer (Adria) tatsächlich der Fall zu sein. Zugleich hat es den Anschein, als ob sich hier eine zweite, freilich noch schwache Diatomeenwucherung in der Zeit von Juni bis Juli einschieben würde.

Digitized by Google

Freilich darf man nicht erwarten, daß die Detailkurve der einzelnen Arten mit der Gesamtkurve der Diatomeenflora durchaus parallel verläuft. Es hat sich vielmehr gezeigt, daß innerhalb der Hauptwucherungsperiode der Diatomeen, ähnlich wie im Süßwasser, die einzelnen Arten vielfach nacheinander ihr Produktionsmaximum erreichen. So fallen z. B. nach den Untersuchungen Lohmanns in der Kieler Bucht die Frühlingsmaxima von *Chaetoceras* früher als die von *Sceletonema* (Fig. 268 oben).

Dadurch wird es möglich, genau so wie beim Limnoplankton, nach der Zeit der Massenproduktion der häufigsten Arten im Laufe des Jahres bestimmte Etappen oder Perioden in der Entfaltung der marinen Planktonflora festzustellen. Im Sommer kommen auch im Meere die Schizophyceen zur Vorherrschaft, und ihnen folgt im Herbst das zweite Maximum der Diatomeen.

Im Etang de Thau (bei Cette) findet J. Pavillard, daß sich (nach der Senkmethode) zwei Maxima in der Phytoplanktonentwicklung nachweisen lassen, das erste zur Zeit der Erwärmung im Juni, das zweite während der Epoche der Abkühlung im Oktober. In qualitativer Hinsicht lassen sich in chronologischer Reihe folgende Perioden aufstellen:

1. Costato-japonica-Periode (nach *Asterionella japonica* und *Sceletonema costatum*) von Ende Februar bis Ende März bei + 5 bis + 12° C.

2. Whigami-Periode (nach *Chaetoceras whigami*) im April.

3. Curviseto-spinifera-Periode (nach *Chaetoceras curvisetum* und *Gonyaulax spinifera*) von Ende April bis Ende Juli, bei 16—28° C.

4. Stolterfothi-chinensis-Periode (nach *Rhizosolenia stolterfothi* und *Hemiaulus chinensis*) im August und September, bei 28—18° C.

5. Curviseto-imbricata-Periode (nach *Chaetoceras curvisetum* und *Rhizosolenia imbricata*), wobei *Chaetoceras* ein monotones Plankton bedingt, im Oktober.

6. Halosphaera-tripos-Periode (nach *Halosphaera viridis* und *Ceratium tripos*) von November bis Ende Januar, bei 14—4° C.

Was die temporale Massenentfaltung anlangt, treten die Peridineen, die ja hauptsächlich den wärmeren Meeren angehören, in den höheren Breiten den Diatomeen gegenüber vielfach in den Hintergrund, obschon natürlich auch bei ihnen „jede Art an jeder Lokalität ein ziemlich genau bestimmtes jährliches Maximum hat". Ein geradezu massenhaftes Vorkommen von *Ceratium volans* u. a. Ceratien anfangs November 1901 im Indik wird von Schröder gemeldet; es bedingte

Digitized by Google

große braunpurpurige Flecken, mit denen die Oberfläche des schwarzblauen Wassers ununterbrochen bedeckt war. Gewöhnlich treten Peridineen-Maxima in gewaltiger Individuenzahl in Küstennähe auf, und wo dies, wie z. B. in der nördlichen Adria zur Sommerzeit oder in den japanischen Gewässern der Fall ist, können sie, wie wir später hören werden, sogar die Fischerei in erheblicher Weise schädigen.

In den südlichen Meeren sind Peridineen das ganze Jahr über zu finden, so in der Adria, doch lassen sich die Entwicklungsmaxima der einzelnen Arten nur mittels der Zählmethode feststellen. Tatsache ist, daß sie sich, je weiter wir nach Norden kommen, desto mehr als Sommerformen erweisen, also in der wärmsten Jahreszeit das Maximum erreichen, um endlich in den arktischen Gewässern stark zurückzutreten; in der Antarktis fehlen ja, wie wir früher schon erwähnt, Peridineen fast vollständig.

In der Kieler Bucht schließt sich das Peridineenmaximum unmittelbar an das Frühlingsmaximum der Diatomeen an (Fig. 268 unten) und findet erst im Spätherbst seinen Abschluß; im speziellen folgen *Glenodinium bipes* (Ende Mai), *Heterocapsa* (Ende Juni), *Gymnodinien* (Juli), *Prorocentrum* (August) aufeinander; den Abschluß bildet das Produktionsmaximum von *Ceratium*.

Es ist nun sehr lehrreich, den Parallelismus zu verfolgen, der zwischen der geographischen Verbreitung der einzelnen Arten und dem Zeitpunkt der maximalen Entwicklung besteht. Gran berichtet über die Peridineen des norwegischen Nordmeeres diesbezüglich folgendes: „Die südlichen Arten, die ihr geographisches Maximum an der Südgrenze des Gebietes haben, haben ihr jährliches Maximum überall, wo sie innerhalb des Gebietes vorkommen, in den wärmsten Monaten des Jahres (August, September). Die nördlichen Arten aber (*Ceratium longipes* usw.), deren südliche Grenze von der Südgrenze des Gebietes nicht weit entfernt ist, verhalten sich wesentlich anders. Ihr geographisches Maximum liegt innerhalb des Gebietes, im zentralen Teile desselben, und ihr jährliches Maximum tritt in der Nähe ihrer Südgrenze im Frühjahr ein (Mai-Juni), je weiter man aber gegen Norden kommt, desto genauer fällt ihr Maximum mit dem jährlichen Temperaturmaximum zusammen. Dasselbe gilt für die wenigen rein arktischen Formen (*Ceratium arcticum*).

Die nördlichen Vorposten der Peridineen stören also, trotzdem sie für niedrigere Temperaturen abgestimmt sind als ihre Genossen und darum bei niederen Temperaturen besser konkurrenzfähig sind, doch nicht unsere klare Vorstellung über die Verbreitung der ganzen Ordnung."

Digitized by Google

Wie schon oben angedeutet, sind auch die Schizophyceen im wesentlichen Sommerformen; die *Nodularia*-Vegetation der Ostsee dauert nach Hensen etwa 8 Monate und hat im August ihr Maximum.

Im Atlantik dringt das „Desmoplankton" (von Cleve nach der Leitform *Trichodesmium* so genannt) vom Mai ab bis über den Herbst hinaus an der amerikanischen Küste nordwärts bis gegen Neu-Schottland und wird im Dezember bis nach West-Indien zurückgedrängt. Im östlichen Teile des Atlantischen Ozeans scheint die nördliche Grenze des Desmoplanktons weniger variabel zu sein, da sie beständig ungefähr unter demselben Breitengrade liegt, nämlich etwas nördlich der Azoren.

Eine südliche Form ist wohl auch *Halosphaera viridis*, obgleich sie nicht so direkt von den im Laufe des Jahres wechselnden Lebensbedingungen beeinflußt wird wie die Peridineen. Darum findet man nach Grans Angaben in den Nordmeeren *Halosphaera* auch in den dunklen und kalten Wintermonaten in ziemlicher Menge. Im Neapler Golf ist sie nach Schmitz und Falkenberg im Winter und Frühjahr häufig, nach Schröder im Sommer nur vereinzelt zu finden; um diese Zeit fand ich sie auch im östlichen Mittelmeer.

Phaeocystis poucheti gehört nach Gran zu jenen Planktonorganismen, die nur zu gewissen Jahreszeiten im Plankton vorkommen, dann aber gewöhnlich massenhaft. Sie ist eine Kaltwasserform, und ähnlich wie bei den Diatomeen läßt sich auch hier mit der Zunahme der geographischen Breite eine Verschiebung des Produktionsmaximums, das nicht selten zur Bildung eines monotonen Planktons führen kann, gegen die warme Jahreszeit hin beobachten. Dies tritt in Südnorwegen in der zweiten Hälfte April ein, in Mittelnorwegen Ende April und Anfang Mai, in Tromsö im Mai, und in der Gegend des Nordkaps Ende Mai. Nach Ostenfeld ist diese Alge bei den Faröer und Island im Juni und Juli zu finden, bei Spitzbergen lebt sie nach Cleve noch im August.

Unter den Protozoen verdienen die Radiolarien auch bezüglich ihrer temporalen Verbreitung an erster Stelle genannt zu werden.

Die Acanthometriden des Triester Golfes (Fig. 270) liefern ein schönes Beispiel für regelmäßiges Auftreten und Verschwinden. Frühestens Ende Mai, spätestens Ende Juni erscheinen die ersten, und im Winter, in seltenen Fällen noch anfangs Januar, beginnen sie aus dem Plankton zu verschwinden. Sonderbarerweise scheinen in Messina gerade in der Zeit von Juni bis Oktober Acanthometriden zu fehlen. In den Nordmeeren spielen die Radiolarien eine unbedeutende Rolle. In seinem Planktonkalender von Valencia Harbour gibt Delap Radiolarien für die Zeit von Juli bis Oktober an, und im Februar

Digitized by Google

wurden während der „Michael Sars"-Expedition 1901 relativ viel Formen an der norwegischen Küste angetroffen. Speziell von koloniebildenden Radiolarien werden bisweilen im Mai und Juni große Mengen noch außerhalb der Küste von Finmarken angetroffen. Im Triester Golf beobachtete ich sie nur einmal und zwar ebenfalls im Frühjahr (April-Juni) in großen Schwärmen (Fig. 271). Im Neapler Golf ist ihre temporale Verteilung von Brandt sehr gründlich untersucht wor-

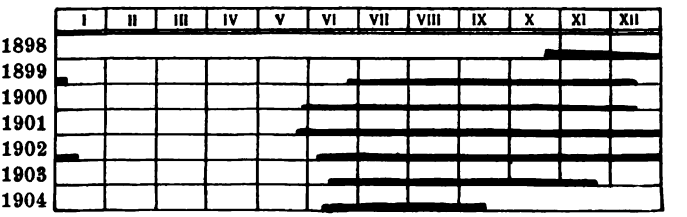


Fig. 270. *Acantharia.*

den. *Collozoum inerme*, *Myxosphaera coerulea* und *Sphaerozoum punctatum*, die drei häufigsten Sphaerozoën des Golfes, treten gewöhnlich gleichzeitig Ende August oder Anfang September auf. Sie nehmen rasch an Menge zu und erreichen entweder Ende September oder im Oktober ihr Häufigkeitsmaximum. Im November verschwinden die alten Kolonien der beiden ersten Spezies allmählich und kommen bis zum Herbst des nächsten Jahres fast gar nicht mehr vor. *Sphaerozoum punctatum* dagegen kommt auch in den Winter- und Frühlingsmonaten (von Dezember bis Anfang Juni) im ausgewachsenen Zustande vor und stimmt in dieser Hinsicht mit *Collosphaera huxleyi*

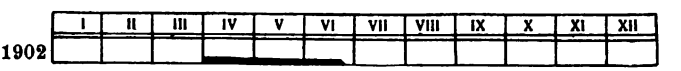


Fig. 271. Koloniebildende Radiolarien.

überein. Wie die übrigen koloniebildenden Radiolarien fehlt auch *Sphaerozoum punctatum* während der Sommermonate fast vollständig.

Wir haben somit den Herbst (Ende August bis Ende November) als die Hauptsaison der Neapler koloniebildenden Radiolarien anzusehen; im Frühling (Ende April bis Anfang Juni) sind Jugendformen viel häufiger und mannigfaltiger als zu anderen Jahreszeiten, der Sommer endlich (Anfang Juni bis August) zeichnet sich, wie schon erwähnt, durch das fast völlige Fehlen der jungen wie der alten Kolonien aus.

Der Einfluß der Jahreszeiten geht so weit, daß bei späterem Beginn der heißen Jahreszeit die Sphaerozoën länger als sonst im Golfe

Digitized by Google

zu finden sind und daß im Herbst die Sphaerozoën um so früher wieder erscheinen, je frühzeitiger die Regengüsse eingetreten sind. Der ungewöhnlich lange Sommer des Jahres 1879 hatte ein spätes Erscheinen der Sphaerozoën, der um mehr als einen Monat kürzere Sommer 1884 ein sehr viel früheres Auftreten dieser Tiere zur Folge. Nach Brandt sind auf die temporale Verteilung unserer Tiere weder die Zusammensetzung des Wassers, noch Licht- und Temperaturverhältnisse von Einfluß; ob dabei die Art der Entwicklung eine Rolle spielt, ist noch fraglich. Dagegen läßt sich eine sehr deutliche Einwirkung des Windes und der Strömungen nachweisen.

Nach den Ergebnissen der deutschen Südpolar-Expedition steigt in der Antarktis zur Zeit des Diatomeenmaximums im Südsommer und Südherbst auch die Zahl der Radiolarien am höchsten, während des Polarwinters geht ihre Zahl tief hinunter.

Die eigenartige *Sticholonche zanclea* (Fig. 272) endlich, die wir hier anschließen wollen, tritt im Triester Golf von November bis

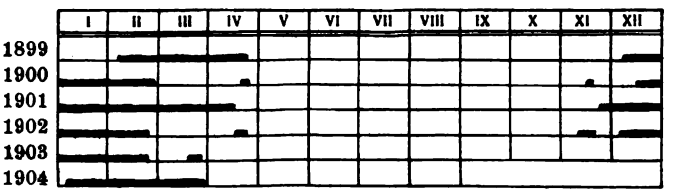


Fig. 272. *Sticholonche zanclea R. Hertw.*

April auf, auch in Messina fand sie Hertwig „während der Wintermonate", und um dieselbe Jahreszeit Korotneff in Villafranca, während er sie im Sommer vergeblich suchte. In Neapel endlich können diese Protisten von Ende Dezember bis Mai angetroffen werden (Borgert).

Die Tintinnen sind das ganze Jahr über im Triester Golf zu finden, fehlen aber bisweilen selbst mehrere Monate, ohne daß ich eine Gesetzmäßigkeit ihrer Periodizität vorläufig angeben kann.

Im Neapler Golf sind nach Daday die Dictyocysten im Dezember am häufigsten, Ende Januar und Anfang Februar erscheinen *Tintinnus* und ein paar *Cytharocylis*. Im Februar und März scheint ein Produktionsmaximum erreicht zu werden. Ähnlich wie bei den koloniebildenden Radiolarien dürfte auch das periodische Erscheinen der Tintinnen im Neapler Golf in erster Linie von Windströmungen abhängig sein.

Von den 24 Arten, die Jörgensen von der Westküste Norwegens namhaft macht, dürften nur *Cytharocylis denticulata* und *Ptycho-*

Digitized by Google

cylis urnula dort immer vorkommen, die anderen aber periodisch auftreten. Die erwähnte *Ptychocylis*-Art ist auch im Karajakfjord auf Grönland die einzige perennierende (Brandt).

Aus der formenreichen Gruppe der Coelenteraten wären zunächst die Spongienlarven zu erwähnen. Lo Bianco fischte im Neapler Golf

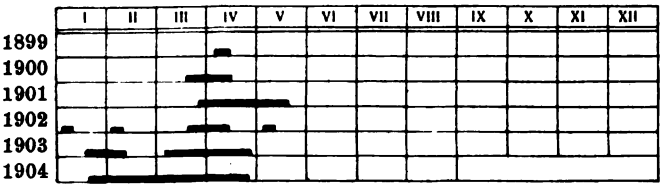


Fig. 273. Aktinienlarven.

im Mai und Juni zur Nachtzeit sowohl an der Oberfläche wie in der Tiefe große Mengen gelblicher Larven eines Kieselschwammes. Die Larven von *Cerianthus membranaceus* treten ebendort von Juli bis Oktober im Oberflächenwasser auf; andere Aktinienlarven erscheinen

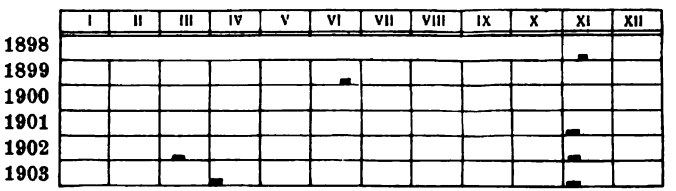


Fig. 274. *Ephyren.*

in den Wintermonaten und manchmal auch im Juni. Ähnlich lauten die Angaben aus Messina. Im Triester Golf sind sie im Frühlingsplankton (Januar bis Mai) keine seltene Erscheinung (Fig. 273). Über die Schwärmzeit der nordischen Aktinienlarven gibt Carlgren sorg-

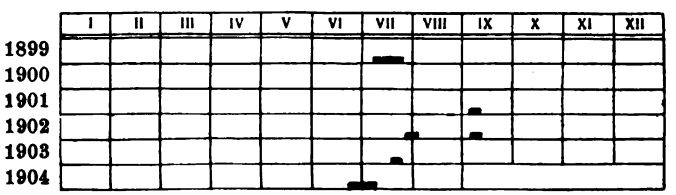


Fig. 275. *Nausithoë.*

fältige Listen. Von den an Medusen schmarotzenden Aktinienlarven wurde *Peachia hastata* in den Nordmeeren an den verschiedensten Stellen ausschließlich im Juni gefangen. Im Triester Golf beobachteten Graeffe und ich Aktinienlarven an *Tima*, aber auch *Octorchis* und *Aequorea* in den Wintermonaten (November bis Januar).

Digitized by Google

Unter den acraspeden Medusen des Triester Golfes (Fig. 274—280) ist *Nausithoë punctata* eine ausgesprochene Sommerform, die in meist

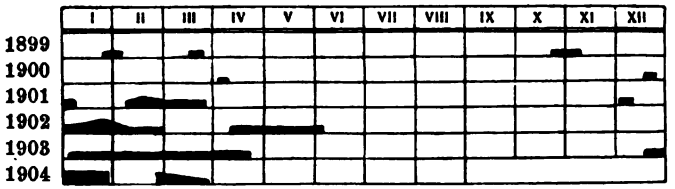


Fig 276. *Aurelia.*

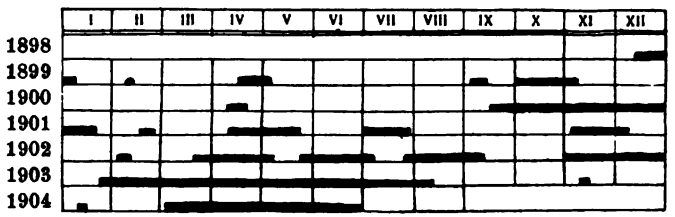


Fig. 277. *Rhizostoma.*

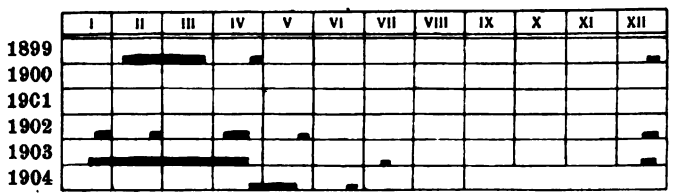


Fig. 278. *Chrysaora.*

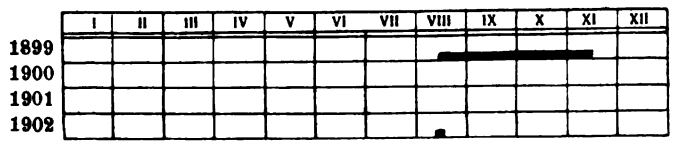


Fig. 279. *Cotylorhiza.*

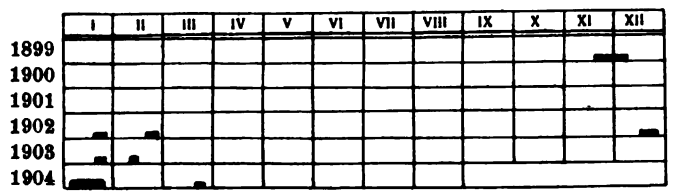


Fig. 280. *Umbrosa.*

wenigen Exemplaren von Juni bis September (nach Graeffe sogar bis Oktober) zu finden ist, während sie in Neapel und Messina im Winter und Frühjahr erscheint.

Digitized by Google

Die einzige Acalephe, die man während des ganzen Jahres finden kann, ist *Rhizostoma pulmo*, doch fand ich sie in größter Zahl und auch die größten Stücke zu Beginn und Ende der warmen Jahreszeit,

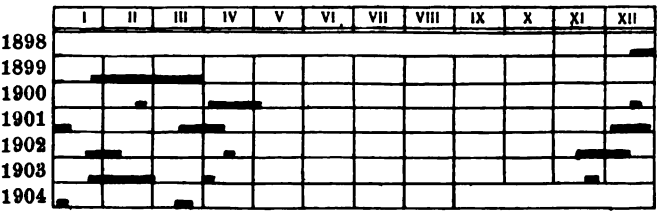


Fig. 281. *Tiara.*

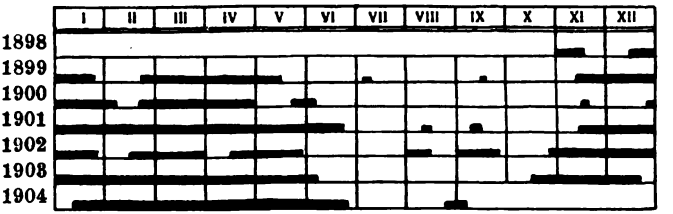


Fig. 282. *Obelia.*

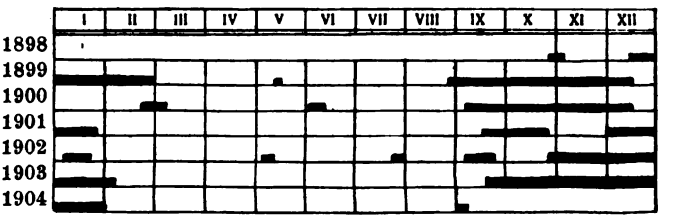


Fig. 283. *Irene.*

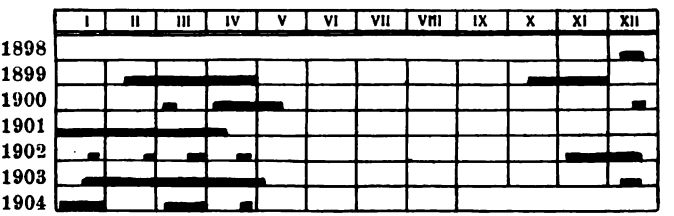


Fig. 284. *Aequorea.*

junge Individuen in den letzten Monaten des Jahres, während Lo Bianco für Neapel April und Mai als Fundzeit kleiner Tiere angibt.

Cotylorhiza tuberculata tritt im August (nach Graeffe schon im Juli) auf, wird aber bei Triest manche Jahre ganz vermißt. Ihr regelmäßiges Auftreten im August war schon Schmidtlein auf-

Digitized by Google

gefallen. Auch in Messina erscheint sie in diesem Monat. Hier wie in Triest verweilt sie bis November, in Neapel können einzelne große Stücke ausnahmsweise noch bis zum Januar verbleiben. Wir haben da eine Qualle vor uns, die im ganzen Mittelmeer im August zunächst in einigen kleinen Individuen auftritt und gewöhnlich im November verschwindet. Nur im Roten Meer wurde ein junges Exemplar von Orsini schon vor Mitte Juni erbeutet (Vanhöffen). Keller glaubte aus der auffälligen Regelmäßigkeit, mit der diese Qualle auftritt, schließen zu müssen, daß die junge Meduse in die Tiefe wandert, dort sich weiter entwickelt und erst als geschlechtsreifes Tier aufsteigt, um ein pelagisches Leben zu führen.

Alle übrigen Acalephen sind im Triester Golf ausgesprochene Kaltwasserformen, die im Sommer fehlen. Aus Neapel nur in wenigen großen Exemplaren bekannt, ist *Aurelia aurita* in Triest von Oktober bis Juni, namentlich in den drei ersten Monaten des Jahres bisweilen sehr gemein und wurde zu ungefähr derselben Zeit auch von Delap im Valencia harbour gefunden; *Chrysaora* ist in Triest Winter- und Frühlingsform und bleibt nur ausnahmsweise und in wenigen Exemplaren über den Mai hinaus in unserem Golf (Dezember bis Juli), an der irländischen Küste dagegen wurde sie von Februar bis in den August beobachtet, am häufigsten von Mai bis Juli.

Auch die craspedoten Medusen (Fig. 281—284) sind größtenteils Winterformen oder doch um diese Zeit am zahlreichsten, während sie in identischen oder verwandten Arten in den Nordmeeren größtenteils in der warmen Jahreszeit zu schwärmen scheinen.

Dasselbe gilt im allgemeinen wohl auch von den Siphonophoren und Ctenophoren (Fig. 285—289). Scharf begrenzt ist die Schwärmzeit der schönen *Halistemma tergestina* (Oktober bis Januar).

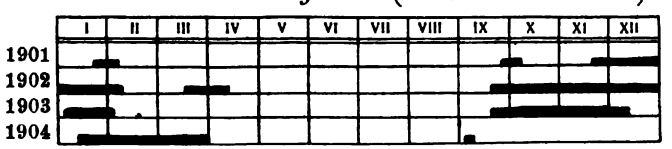


Fig. 285. *Praya.*

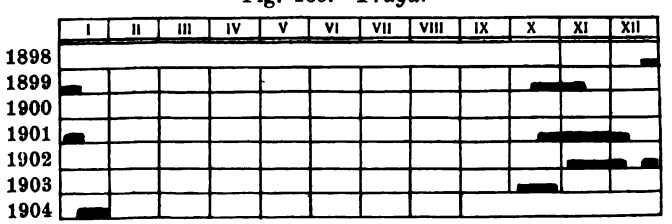


Fig. 286. *Halistemma.*

Digitized by Google

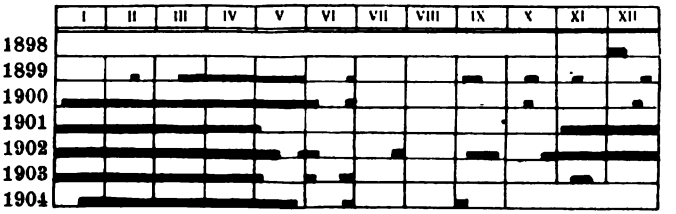


Fig. 287. *Pleurobrachia* und *Hormiphora*.

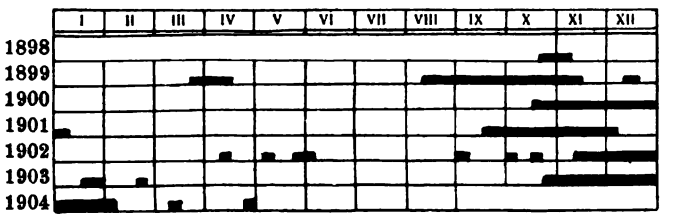


Fig. 288. *Eucharis*.

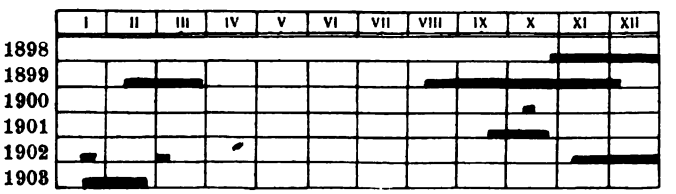


Fig. 289. *Beroe*.

Echinodermenlarven (Fig. 290—291) finden sich das ganze Jahr im Auftrieb; bei Bipinnarien und Auricularien beobachtete ich ein

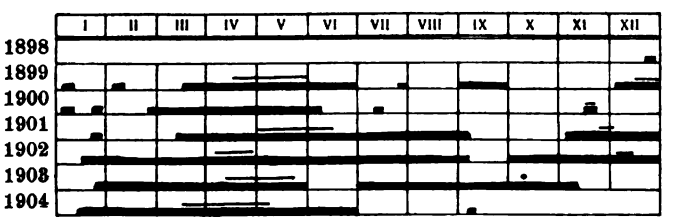


Fig. 290. *Bipinnaria* und *Auricularia*.

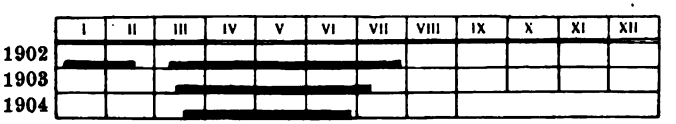


Fig. 291. *Echinopluteus*.

Hauptmaximum im April und Mai, ein zweites im November und Dezember, und während dieser Zeit treten auch, besonders häufig aber

Digitized by Google

im Frühjahr, Tönnchen auf[1]). *Ophioplutei* finden sich fast immer vor, *Echinoplutei* (Spatangidenplutei) hauptsächlich von März bis Juli.

Etwas weniger bestimmt ist die Schwärmzeit der Tornarialarve (Fig. 292). Die einzelnen Schwärme stammen vielleicht von Tieren,

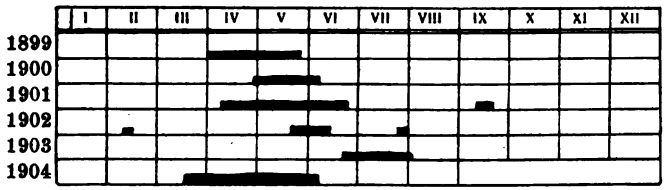


Fig. 292. *Tornaria.*

die in verschiedener Tiefe leben und daher nicht gleichzeitig laichen. So begann im Jahre 1904 die Schwärmzeit Mitte März, und Ende Mai waren die gradenser Balanoglossen noch immer nicht laichreif. Die letzten Larven jeder Laichperiode sind jedenfalls immer die größten, in der Entwicklung am weitesten vorgeschrittenen. Als normal können wir die Schwärmzeit im April und Mai betrachten. Die Tornarien von Plymouth schwärmen nach Gärstang von August bis September, die von Neapel und Messina noch etwas früher als die adriatischen.

Unter den Würmern (Fig. 293—301) sah ich die Müllerschen Larven der Turbellarien von April ab, besonders häufig im August,

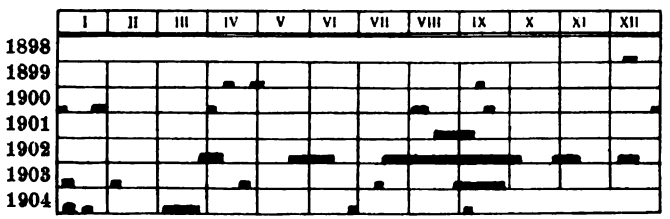


Fig. 293. *Pilidium.*

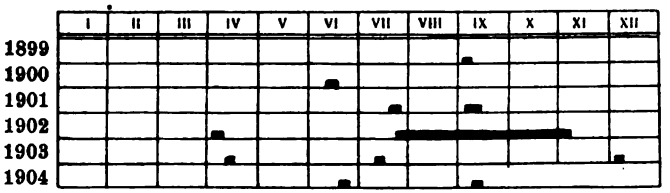


Fig. 294. Turbellarienlarven.

Pilidien das ganze Jahr über, ebenso Sagitten, von denen größere Individuen in der kalten Jahreszeit auftraten. Th. Scott, der durch sieben Jahre die temporale Verteilung der Sagitten (*S. bipunctata*) im

1) Auf der Tabelle durch Doppellinien angedeutet.

Digitized by Google

Firth of Forth verfolgte, fand sie in größten Mengen im Februar und Dezember, während sie in Neapel zur Zeit der Fortpflanzung (Juni bis Oktober) am häufigsten vorkommen. In die Planktonkurve der Kieler Bucht erscheint von Lohmann *Sagitta* von August bis Januar eingezeichnet.

Einen interessanten kleinen Trematoden, *Apoblema appendiculatum* älterer Autoren (*Hemiurus* nach Loos), der seine Jugend im Triester

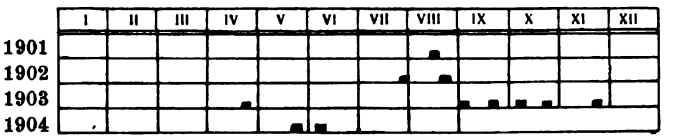


Fig. 295. *Sagitta* mit *Apoblema*.

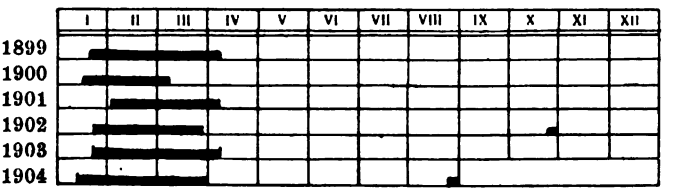


Fig. 296. Polygordiuslarve.

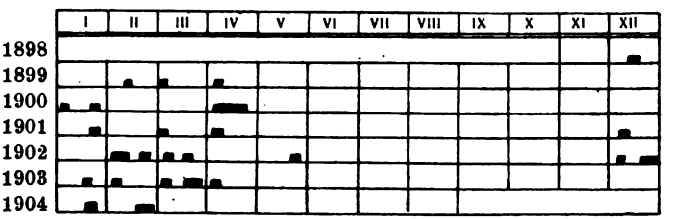


Fig. 297. *Tomopteris*.

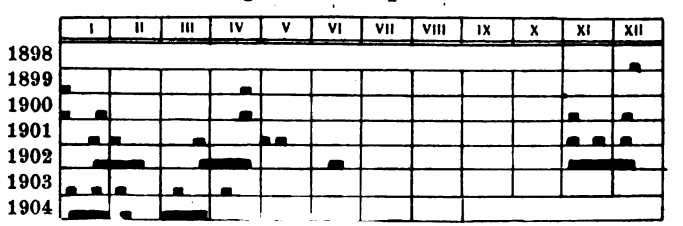


Fig. 298. *Mitraria*.

Golf in Sagitten, sonst gewöhnlich in Planktoncopepoden verbringt, um später in den Darm pelagischer Fische einzuwandern, beobachtete ich in Triest ausschließlich von April bis November, Pratt fand die ersten Individuen im Long Island Sound Mitte Juli, in der Ostsee und im Sound wurde der Parasit von Willemoes-Suhm von Mitte Juni an beobachtet.

Digitized by Google

Zeitlich scharf begrenzt ist die Schwärmzeit der Triester *Polygordiuslarve*, *P. triestinus* (von Januar bis längstens Anfang April). Um so auffallender ist das Auftreten vereinzelter Larven im August und Oktober. Tatsächlich handelt es sich hier um die Schwärmzeit der Larve einer anderen, im geschlechtsreifen Zustande im Golf noch nicht entdeckten Art, des *Polygordius appendiculatus*, dessen Larve auch um Helgoland zur selben Zeit schwärmt.

Wir sehen, daß die genaue Verfolgung der Larven-Schwärmzeit zur Auffindung neuer Benthosformen führen kann. Auffallend ist, daß die Larven vom „Nordseetypus", zu denen die von *Polygordius appen-*

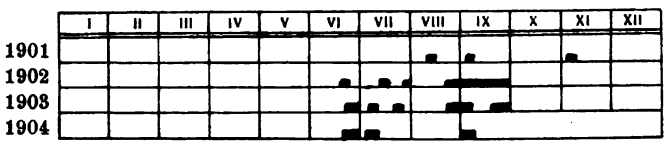


Fig. 299. Sipunculuslarve.

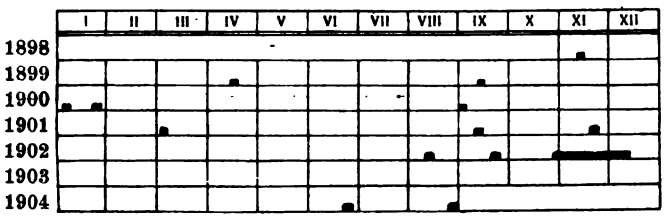


Fig. 300. *Actinotrocha*.

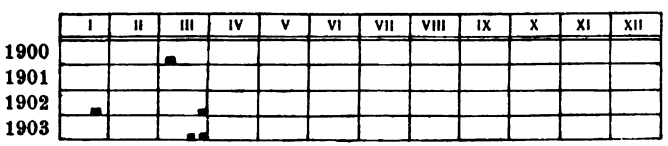


Fig. 301. Rotatorien.

diculatus gehören, nirgends in so großen Mengen schwärmen wie die Larven des „Mittelmeertypus" (Woltereck).

Ausgesprochene Winterformen des Mittelmeer- und Adriaplanktons sind ferner Mitrarien (Neapel: Dezember—April, Messina: Dezember—Mai, Triest: November—Juni). Die Larven von *Sipunculus* zeigen sich im Triester Golf gewöhnlich von Juni bis September, in Neapel schon von Januar bis März (spärlich), Terebellidenlarven in Triest im Winter, bei Neapel und Plymouth sonderbarerweise im Sommer, Magelonalarven in Triest im Frühling und Sommer, in Neapel im Frühling. Actinotrochen kann man im Triester Golf fast das ganze Jahr über antreffen, und zwar wie Graeffe vermutet, in zwei ver-

Digitized by Google

schiedenen Arten. In Neapel fand sie Lo Bianco von November bis Juni. Die weitverbreitete *Actinotrocha branchiata* (= Larve von *Phoronis mülleri*) schwärmt nach Selys-Longchamps bei Helgoland von Juni bis November, normalerweise von Juli bis September, und zwar in größter Zahl im August. *Tomopteris* endlich ist in Triest ausschließlich Winter- und Frühlingsform (Dezember bis Mai).

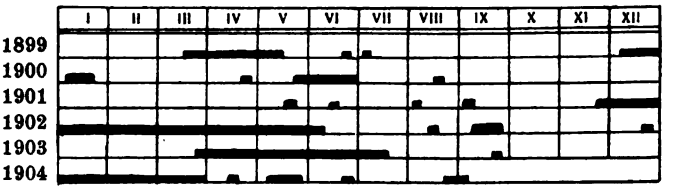


Fig. 302. *Podon.*

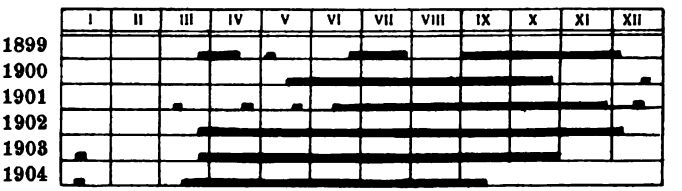


Fig. 303. *Evadne.*

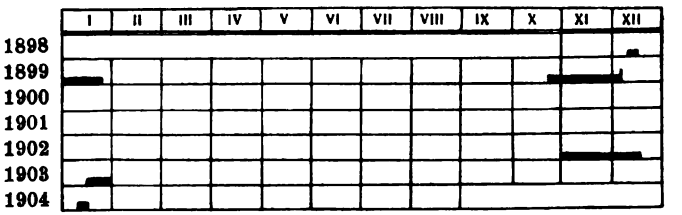


Fig. 304. *Sapphirina gemma.*

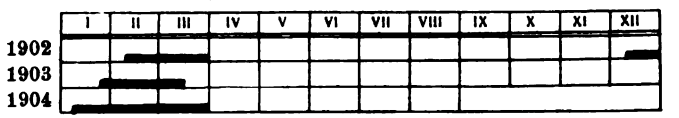


Fig. 305. Ostracoden.

Rotatorien (*Synchaeten*) fand ich im freien Wasser nur von Januar bis März, während sie im Canale grande von Triest auch im Sommer und Herbst zu finden sind. Im Kieler Hafen konnte sie Lohmann fast während des ganzen Jahres beobachten, besonders zahlreich im Mai und Juli.

Unter den Crustaceen (Fig. 302—309) beansprucht vor allem das Vorkommen der beiden Cladocerengattungen *Podon* und *Evadne* Interesse, die ich schon vor Jahren als Beispiele vicariierender Formen

Digitized by Google

bezeichnet hatte. Im allgemeinen ist *Podon* in der kühleren, *Evadne* in der wärmeren Jahreszeit anzutreffen, ohne daß sich aber scharfe Grenzen angeben ließen. Vielmehr hat es den Anschein, als müßten zu den kritischen Zeiten die beiden Konkurrenten allemal einen heftigen Existenzkampf führen, aus dem bald die eine, bald die andere Gattung als Siegerin hervorgeht, für längere oder kürzere Zeit das Feld behauptet, bis schließlich doch, wenn auch nur für kurze Zeit, *Podon* im Spätherbst, *Evadne* Ende Dezember das Feld räumen muß.

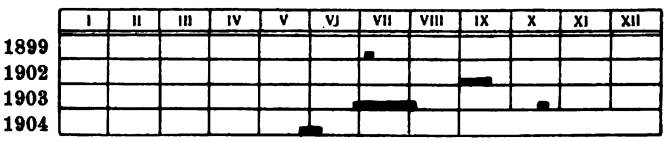


Fig. 306. Cirripedien (Cyprisstadium).

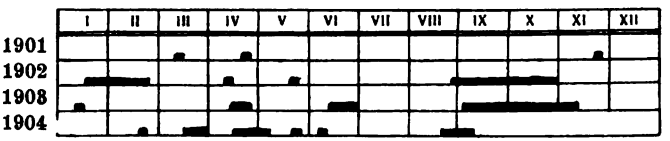


Fig. 307. *Micronisicus.*

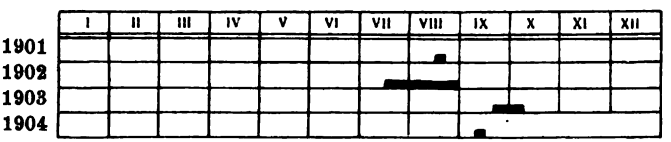


Fig. 308. Squillalarve.

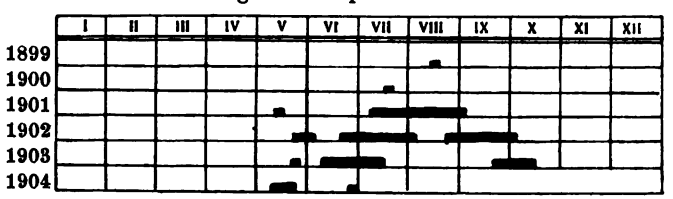


Fig. 309. Porcellanalarven.

Podon fand ich mit Dauereiern im August, *Evadne* mit solchen im Mai. In der Ostsee wurden sie bei *Evadne* von Hensen von Juni ab, bei *Podon* von Lohmann Ende Oktober und Anfang November beobachtet. Die Länge der Schwärmzeit von *Evadne nordmanni* „scheint gegen Norden abzunehmen" (Gran).

Copepoden sind jahraus jahrein im Haliplankton zu finden. Um den Entwicklungszyklus festzustellen, müßten die einzelnen Arten, Larvenstadien und Eier gezählt werden. Im Triester Golf sind die ersten 3—4 Monate des Jahres die Laichzeit vieler Arten, denn wir

Digitized by Google

finden die meisten Nauplien im Frühlingsplankton, und etwa vom April bis Juni scheinen die erwachsenen Copepoden am reichlichsten vorhanden zu sein. Im Kieler Hafen konnte Lohmann fast für alle Arten zwei Maxima feststellen, denen zwei Minima im Winter und

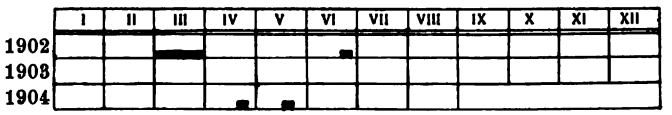


Fig. 310. Halacarinen.

im Juni und Juli entsprechen. Maximalzahlen für abgelegte Copepodeneier wurden im Mai und Oktober gefunden, während die Fruchtbarkeit im Winter so außerordentlich herabgesetzt ist, daß ein numerisches Übergewicht der erwachsenen Copepoden über Eier und Nauplien geschaffen wird.

Das Sommerminimum ist charakterisiert durch ein sehr starkes Zurücktreten der Copepoditen und Geschlechtstiere.

In der nördlichen Adria schenkte ich speziell dem Auftreten der Sapphirinen und Copilien Beachtung (Fig. 311), weil diese Gattungen „Leitformen" ozeanischer Strömungen sind, so wie die vorerwähnte *Evadne nordmanni* „eine gute Leitform für Küstenströmungen während des Sommers" abgibt (Gran).

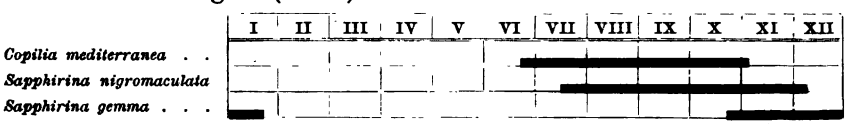


Fig. 311. Temporale Verteilung dreier Copepodenarten im Triester Golf.

Wir haben hier ein Beispiel für die in vielen Fällen bestätigte Regel, daß ozeanische Planktonten im Triester Golf in der zweiten Hälfte des Jahres aufzutreten pflegen, während neritische Planktonten (zumeist Larvenformen) im Frühling oder (seltener) im Sommer zu schwärmen pflegen.

Sehr bezeichnend ist ferner das verschieden frühe Auftreten der drei Copepodenarten, welche der fast ausnahmslos auf die Warmwasserregion beschränkten Familie der Corycaeiden angehören. Das Erscheinen dieser drei Arten im Triester Golf ist dem Grade ihrer Stenothermie proportional. Die seltenste von ihnen, *Copilia mediterranea*, ist am meisten stenotherm und erscheint daher am frühesten, *Sapphirina gemma*, die häufigste, tritt am spätesten im Golf auf und verweilt dort bis in den Januar.

Die spärlichen planktonischen Ostracoden (Halocypriden) fischte ich nur von Dezember bis April, Cirripedienlarven wohl das ganze

Digitized by Google

Jahr über, in größter Menge aber etwa von Mai bis Juli, Cyprisstadien wurden nur von Mai bis Oktober beobachtet. Die interessante *Proteolepas*-Larve fand ich im März, aber auch im August und November; Lohmann beobachtete sie in Kiel im April, Mai und November.

Als epi- oder passivplanktonische Isopodenlarve nenne ich den kleinen *Microniscus* (= *Cryptoniscus*), der im Triester Golf fast immer anzutreffen ist; bisher vermißte ich ihn nur im Juli und Dezember. Er sitzt zumeist an dem Cephalothorax der Planktoncopepoden; nur einmal (November 1903) fand ich ihn an einer Macrurenlarve. In der Ostsee wurde er von Lohmann nur in der Zeit von August bis Oktober, an der schottischen Küste von Scott nur während der drei ersten und drei letzten Monate des Jahres gefunden.

Ein seltener Gast im Triester Golf ist eine *Hyperia*, die an *Umbrosa*, aber auch frei im Plankton schwimmend gelegentlich im Winter beobachtet wird. Weiter im Süden (Neapel) gehören Phronimiden zum perennierenden Plankton.

Mysideenschwärme wurden zur Herbstzeit von Graeffe im Triester Golf, auch in ziemlicher Entfernung von der Küste beobachtet; vereinzelt fand ich sie im November und Februar. *Squilla*-Larven wurden von Juli bis Oktober beobachtet und treten ungefähr zur selben Zeit auch im Mittelmeer (Neapel und Messina) auf.

Unter den zahlreichen mediterranen Decapodenlarven schwärmen die von *Gebia litoralis* im Sommer und sind zugleich mit anderen Krebslarven, Copepoden und Sagitten ein beliebtes Jagdobjekt der Sardinenschwärme. Auch die langbestachelten *Porcellana*-Larven erscheinen um diese Zeit (Mai bis Oktober), etwas später, von September an, die *leucifer*-ähnlichen *Calliaxis*-Larven. Die prächtigen *Palinurus*-Larven (Phyllosomen) treten im Mittelmeer, wie es scheint, allgemein im März und April auf. Hummerlarven endlich beobachtete Lo Bianco in Neapel in nur zwei Exemplaren schon Ende Februar und im April. Im Triester Golf scheinen die ersten Hummerlarven im Mai aufzutreten, beim Helgoländer Hummer beginnt das Ausschlüpfen der Larven im Juli, beim amerikanischen (Rhode-Island) um einen vollen Monat früher, nämlich Anfang Juni.

Pelagische Halacarinen (Fig. 310) wurden im Triester Golf immer nur in geringer Individuenzahl vom März bis Juni beobachtet.

Muschellarven sind das ganze Jahr über im Triester Plankton zu finden, doch im Sommer ungleich häufiger als im Winter. Auch in Neapel sind sie von Mai bis August und im Juni besonders zahlreich. In der Ostsee zeigen Muschel- wie Schneckenlarven in ausgesprochener Weise

Digitized by Google

ein Maximum im Mai oder Juni und ein zweites im September. Dies ist, schreibt Lohmann, sehr bemerkenswert, da hierin eine große Übereinstimmung zwischen der Entwicklung der Bodenfauna und der Planktonfauna zum Ausdruck kommt.

Die bekannten Veligerlarven der mediterranen Gastropoden sind das ganze Jahr zu finden, besonders massenhaft von April bis Juni.

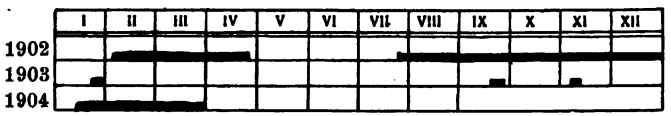


Fig. 312. Lamellariidenlarven.

Die schönen Lamellariidenlarven (*Echinospira*, Fig. 312) sind im Triester Golf bisweilen recht häufig von Ende Juli bis April, in Neapel beobachtete sie Lo Bianco nur im September und März.

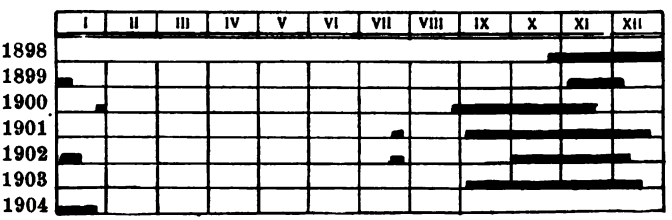


Fig. 313. Pteropoden.

Recht eigenartig ist das regelmäßige, zeitweilige Aufsteigen einiger Benthosformen in die oberen Wasserschichten, wie dies bei *Tethys leporina* (Fig. 314), *Akera bullata*, der „Oliva di mare“ u. a. Opisto-

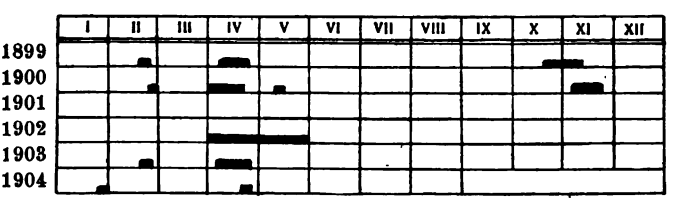


Fig. 314. *Tethys*.

branchern beobachtet wurde. Es ist gewöhnlich die Zeit des großen marinen Liebesfrühlings, wenn diese Tiere zuweilen in größeren Scharen in der Nähe des Wasserspiegels auftauchen und hier ihre reizvollen Schwimmtänze aufführen. Die wenigen *Tethys*, die ich im Oktober und November freischwimmend vorfand, waren Jugendformen. Um diese Zeit sind auch die Pteropoden (hauptsächlich *Creseis*, Fig. 313) am zahlreichsten, die im Triester Golf frühestens (und zwar dann in Jugendstadien) schon im Juli erscheinen und im Januar wieder ver-

Digitized by Google

schwinden. Winter- bzw. Herbstformen sind auch die spärlichen Heteropoden (*Firoloides* und *Atlanta*) des Triester Golfes.

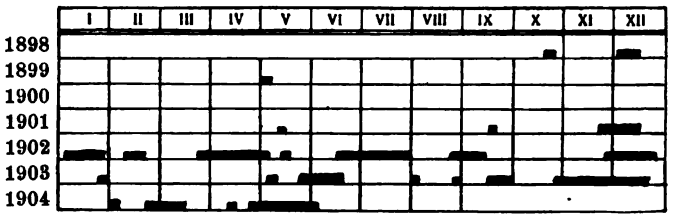


Fig. 315. *Cyphonautes.*

Bryozoenlarven (*Cyphonautes* Fig. 315) fanden sich in manchen Jahren höchst spärlich vor, in manchen aber zu allen Zeiten, und dann besonders häufig im Frühjahr; ein Nebenmaximum scheint bisweilen noch im Herbst aufzutreten.

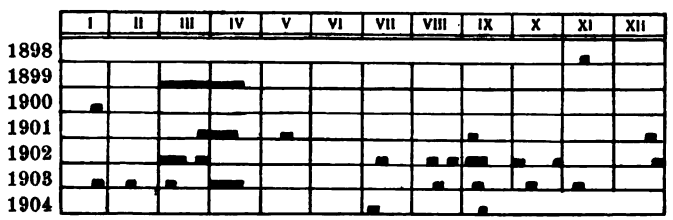


Fig. 316. Ascidieneier und -larven.

Von den festsitzenden Tunicaten (Fig. 316) sah ich Eier hauptsächlich im Frühjahr, Larven dagegen im Herbst. Lohmann vermutet, daß sie sowohl wie die Larven von *Carcinus* und *Palaemon* sich wahrscheinlich nicht weit über den Boden erheben und kaum ein

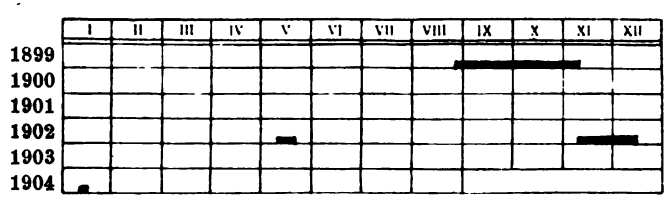


Fig. 317. *Salpa maxima.*

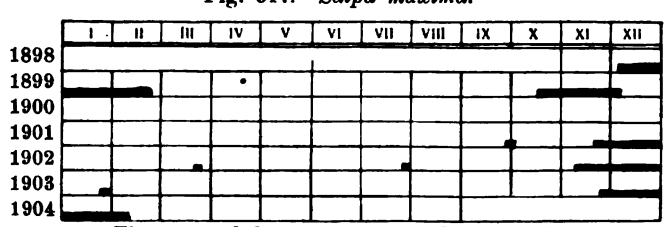


Fig. 318. *Salpa mucronata* und *fusiformis.*

Digitized by Google

eigentlich pelagisches Leben führen. Appendicularien (Oikopleuren) sind im Triester Golf das ganze Jahr zu finden, Fritillarien äußerst seltene Winterformen. In der Kieler Bucht ist *Oikopleura dioica* auf die warme Jahreszeit beschränkt. Die Salpenarten (Fig. 317, 318) des Triester Golfes sind in der kühleren Jahreszeit am häufigsten, während Doliolen fast das ganze Jahr über, wenn auch immer nur spärlich, zur Beobachtung kommen.

Fischeier und Jungfische finden sich während des ganzen Jahres im Triester Plankton, wenn auch nie so häufig wie in den Nordmeeren.

Für den Loch Fyne an der schottischen Westküste gibt Williamson eine Jahreskurve der pelagischen Fischeier, aus der zu entnehmen ist, daß die Hauptlaichzeit in die Monate März bis Juli fällt und im April ein Maximum erreicht. In der Adria scheinen zwei Laichzeiten

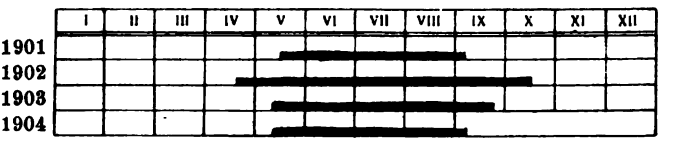


Fig. 319. *Engraulis encrasicholus* (Eier).

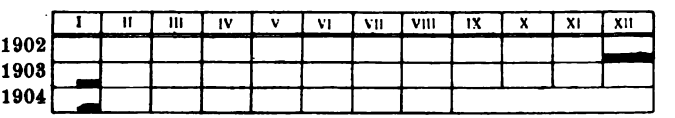


Fig. 320. *Lophius piscatorius (juv.).*

in Betracht zu kommen, die eine, bedeutendere, fällt in den Winter (Dezember — Januar), die andere in den Sommer (Juli — August). Im Winter finden sich z. B. die Eier der *Sardina papalina*, der Gadiden, der meisten Plattfische, *Sargus*-Arten, Knurrhähne, entsprechend später treten die Jungfische auf, im Februar kleine Steinbutt und Schollen, *Trigla hirundo, Callionymus belennus* und *Lepadogaster*, der prächtige *Lophius* (Fig. 320) und mehr in Küstennähe, über Zosterarasen *Corvina nigra*. Der März bringt die ersten kleinen Seenadeln in den Zoocorrenten, nur selten verirrt sich die bizarre Fierasferlarve *Vexillifer* in den Golf, häufiger finden sich die Jungfische von *Sargus rondeletti*. Unter den großen Rhizostomen, die, wie früher erwähnt, mit Beginn der wärmeren Jahreszeit erscheinen, finden sodann im Mai und Juni eine Anzahl anderer Jungfische erwünschtes Obdach, so *Caranx trachurus, Centrolophus, Mugil-* und *Gadus*-Arten. Später erscheinen bisweilen Herden kleiner Hornhechte auf hoher See, während nahe der Küste, vielfach schon von lästigen Parasiten, kleinen Isopoden, geplagt, die Jungfische der Atherinen schwimmen. Inzwischen ist

Digitized by Google

auch das Laichgeschäft der Sommerlaicher in vollen Gang gekommen; ich erwähne die Eier der *Maena vulgaris*, der beiden *Scorpaena*-Arten. Die leicht kenntlichen länglichen Sardelleneier sind in Triest gewöhnlich von Mai bis September zu finden (Fig. 319). Im Mittelmeer dürfte mit dem Laichgeschäft schon etwas früher begonnen werden, in den Nordmeeren entsprechend später. In der Zuydersee wurden nämlich Anchoviseier erst im Juni und Juli beobachtet, an der britischen Südwestküste angeblich gar im September und Dezember.

Derartige Verschiedenheiten in der Laichzeit sind z. T. auf lokale klimatische Unterschiede zurückzuführen, so die von Fulton und Williamson an der schottischen Ost- und Westküste konstatierten, z. T. in dem verschieden hohen Breitegrad des Laichplatzes begründet. Gewöhnlich, wenn auch nicht ausnahmslos, wird der Beginn der Laichzeit mit zunehmender geographischer Breite eine entsprechende Verzögerung erfahren, wie wir Ähnliches schon bei anderen Planktonten mehrfach feststellen konnten. Als Belege mögen noch folgende Daten angeführt werden: die Eier von *Solea vulgaris* werden in Concarneau (Südküste der Bretagne) Mitte Februar gefischt, im englischen Kanal im März, während in der Nordsee die ersten im April zur Beobachtung kamen. Eier von *Labrax lupus* treten im Neapler Plankton von Januar bis März auf, in der südlichen Nordsee und im englischen Kanal erst von Mai an.

Wir haben a. a. O. gehört, in wie hohem Grade die Inkubationsdauer der Fischeier von der Wassertemperatur abhängig ist. Es liegt auf der Hand, daß eine möglichste Abkürzung derselben für die Erhaltung der Art von Vorteil sein wird; diese kann aber nur dadurch erzielt werden, daß in höheren Breiten die Laichzeit vom Frühjahr gegen den Sommer zu eine Verschiebung erfährt. Wo dies aus irgendwelchen Gründen nicht oder nur in unvollkommenem Maße möglich ist, wird die größere Inkubationszeit auch eine weitere Ausdehnung der Schwärmperiode planktonischer Eier und Larven zur Folge haben, und das scheint auch der Fall zu sein. So dürften z. B. die Eier von *Platessa passera* in den Nordmeeren ungefähr doppelt so lange Zeit im Plankton zu finden sein wie im Mittelmeer.

* * *

Es erübrigt noch, kurz die wichtigsten Tatsachen zusammenzufassen, auf die uns das Studium der temporalen Verteilung des Haliplanktons geführt:

1. Die gegenwärtig vorliegenden Planktonkalender sind durchaus durch längere Beobachtungen des Planktons an der Küste gewonnen

Digitized by Google

worden. Über die jahreszeitlichen Veränderungen des Planktons auf hoher See, namentlich in nördlichen Breiten, ist noch recht wenig bekannt.

2. Soviel sich aus den vorliegenden Daten schließen läßt, sind die Ursachen temporaler Verschiedenheiten des Hochseeplanktons an fixen geographischen Positionen in erster Linie auf Strömungen zurückzuführen, die je nach den Jahreszeiten bestimmten Veränderungen unterworfen sind. Die Ursachen der temporalen Verschiedenheiten des rein neritischen Planktons sind dagegen hauptsächlich biologischer Natur, indem die Mehrzahl der Küstenplanktonten eine kürzere oder längere Zeit, wie wir früher weiter ausgeführt, ein Bodenleben führen muß (als Cysten, Dauereier oder als Geschlechtsform usw.). Die Zeit des Auftretens und Verschwindens, die Dauer der Schwärmperiode wird von äußeren Faktoren (Temperatur, Salzgehalt usw.) bestimmt, so wie auch der Zeitpunkt der maximalen Produktion von chemisch-physikalischen Faktoren (vertikale Strömungen, sog. Auftriebströmungen usw.) reguliert wird.

3. Für die Mehrzahl der neritischen Planktonten ist der Frühling die Zeit, in der das planktonische Leben für längere oder kürzere Zeit aufgenommen wird, und der Winter die Zeit der Ruhe, des Benthoslebens. Das gilt vorzüglich für das Küstenplankton der Nordmeere. Mit dem Vorschreiten nach dem Süden macht sich immer deutlicher eine zweite Schwärmzeit im Herbst bemerkbar.

4. Das periodische Auftreten der auf der Hochsee notwendigerweise perennierenden ozeanischen Planktonten an den Küsten hängt wohl größtenteils davon ab, wann das Küstenwasser am gründlichsten mit frischem Hochseewasser vermischt wird. Die ausgiebigste Vermischung findet offenbar im Triester wie im Neapler Golf im Winter statt. Erst in zweiter Linie werden dabei auch biologische Momente in Frage kommen (vertikale Schichtung und vertikale Wanderung der Hochseeformen). In den Nordmeeren liegen die Dinge ähnlich. Das Plankton des Ekaterinenhafens im Barentsmeer z. B. ist nach Linko im Sommer neritisch und verwandelt sich gegen Ende des Jahres allmählich in ein ozeanisches, mit beigemengten atlantischen Formen. Diese im Herbst einsetzende Veränderung des Küstenplanktons erklärt sich, was das Auftauchen von ozeanischen Formen betrifft, durch die Abnahme des Süßwasserzuflusses zu dieser Jahreszeit. Das Auftreten der atlantischen Warmwasserformen dagegen läßt sich aus dem nach den Jahreszeiten verschieden weit reichenden Einfluß des Golfstromes erklären.

5. Je nachhaltiger und gleichmäßiger irgendein Küstenpunkt unter dem Einflusse eines vorbeifluteten Meeresstromes steht, desto

Digitized by Google

mehr wird sein Plankton mit ozeanischen Formen untermischt sein; je mehr ozeanische Formen das Plankton an jener Küstenstrecke beigemengt enthält, desto größer wird der Prozentsatz jener Arten sein, die perennierend sind oder nur für kurze Zeit verschwinden.

Wir sehen, wie sehr das Bild, das uns ein Planktonkalender gibt, von den topographischen Verhältnissen der Küste abhängig ist. Ihnen ist es vielfach zuzuschreiben, wenn die Planktonkalender nahe gelegener Küstenorte erhebliche Verschiedenheiten zeigen: bewachsene Flachküsten werden ein Vortreten neritischer, in ihrer Schwärmzeit mehrminder begrenzter Planktonten, kahle Steilküsten das Vorherrschen ozeanischer perennierender Planktonten begünstigen; geradlinig verlaufende ungegliederte Küsten lassen das ozeanische Plankton ungehindert vor sich vorbeiziehen, tief einschneidende Buchten werden vielfach wie Fallen wirken und eine temporäre Anschoppung namentlich größerer Planktonten (Quallen, Salpen) bedingen.

6. Es haben sich einige für das neritische und ozeanische Plankton besonders charakteristische Formen auffinden lassen, die uns als „Leitformen" über den Charakter der Strömungen an den Küsten ebensogut wie auf der hohen See Aufschluß geben können.

7. Unter den neritischen Planktonten müssen wir zwischen den lokalen, an dem Orte unserer Beobachtungen einheimischen und durch Strömungen importierten unterscheiden. Diese Unterscheidung wird uns möglich, wenn wir zur Schwärmzeit der einzelnen Arten auf das Alter der Individuen achten, was namentlich bei vielen neritischen Larvenformen leicht festzustellen ist, wenn wir gleichzeitig nachsehen, wann die betreffenden benthonischen Geschlechtsformen abgelaicht haben. Die zuerst auftretenden Larven sind klein, eben ausgeschlüpft, die letzten stehen meist schon vor dem Übergang zum Benthosleben. Haben wir uns nun durch Untersuchung der Gonaden überzeugt, daß tatsächlich alle Elterntiere des Untersuchungsgebietes, von denen diese Larven stammen, abgelaicht haben, und treten neuerdings kleine Larven auf, die nicht von säumigen Laichern stammen können, so müssen sie von anderen Punkten durch Strömungen importiert worden sein. Es zeigt sich, daß die Laichzeiten selbst an nahe gelegenen Örtlichkeiten recht erheblich differieren können; sie genauer festzustellen, ist namentlich bei Nutzfischen nicht unwesentlich.

Wenn wir nun das Plankton eines Meeresgebietes als Ganzes betrachten, können wir nach solchen Gesichtspunkten mit Aurivillius zwei Formenkategorien in demselben unterscheiden:

a) allogenetisches Plankton, das sind solche Formen, welche von mehr oder weniger entfernten Gegenden eingewandert,

Digitized by Google

nur während eines kürzeren oder längeren Teils des Jahres an der Oberfläche oder in tieferen Schichten auftreten, ohne sich einzubürgern;

b) endogenetisches oder autogenetisches Plankton, das sind solche Formen, die sich in dem betreffenden Meeresabschnitt so eingebürgert haben, daß sie dort jährlich in beträchtlicher Menge erzeugt werden.

8. Eine schon bei Besprechung der temporalen Verteilung des Limnoplanktons konstatierte Tatsache findet beim Haliplankton vielfach ihre Bestätigung, ich meine die Eigentümlichkeit, daß nahe verwandte neritische Planktonten ihre Schwärmzeit auf verschiedene Zeiten verlegt haben; als Belege hierfür haben wir das Auftreten der Gattungen *Evadne* und *Podon* sowie der *Polygordius*-Larven des „Nordsee-" und des „Mittelmeertypus" kennen gelernt.

9. Schließlich hat sich in vielen Fällen eine Verschiebung des Anfangs der Schwärmzeit mit der Zunahme der geographischen Breite nachweisen lassen. Sie kann selbst an verhältnismäßig nahe gelegenen Küstenorten festgestellt werden. Ein Vergleich der Planktonkalender von Triest und dem südlicher gelegenen Rovigno für das Jahr 1902 ergibt z. B. als Beginn der Schwärmzeit der *Polygordius*-Larve in Rovigno den 8. Januar, für Triest den 20. Januar. Die Larven schwärmten in Rovigno 73, in Triest 67 Tage.

So wie das Limnoplankton wird auch das Haliplankton in hohen Breiten wegen der langen Winterruhe sich nur einmal im Jahre in maximaler Entwicklung befinden. Tatsächlich zeigt die Planktonkurve des Karajakfjordes nach dem Eisbruch im Mai ein steiles Ansteigen und von Anfang September einen noch steileren Abfall, um anfangs Oktober schon, lange vor dem Eisabschluß des Golfes, das Winterminimum zu erreichen. In der Kieler Bucht veranlassen nach den Untersuchungen von Apstein, Brandt und Lohmann die Diatomeen ein Frühlingsmaximum, das je nach den Jahren auf Mitte März, April oder Anfang Mai fällt. „Im August oder September wird in mehr oder weniger ausgesprochener Weise noch ein zweites durch Diatomeenwucherung hervorgerufenes Maximum angetroffen, das aber stets geringer ist als das im Frühjahr."

Literatur.

1. Aurivillius, C. W. S. Über die Entwicklungsperioden der marinen Evertebraten und über die Periodizität im Auftreten der Larven an der Westküste Schwedens. Bihang k. Svensk. Vet. Akad. Handl. Bd. 24. 1898 (Schwedisch. Ref. Zool. Cbl. Bd. 6. 1899. p. 617).

Digitized by Google

2. Borgert, A. Beiträge z. K. des in Sticholonche zanclea und Acanthometridenarten vorkommenden Parasiten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 63. 1898.
3. Brandt, C. (s. p. 46 Nr. 7).
4. Brandt, C. Die Tintinnen, IV in: Zoolog. Erg. der Grönlandexpedition. Bibl. Zoologica. Bd. 20. 1895.
5. Brandt, C. Die Fauna der Ostsee. Verh. d. deutsch. Zool. Ges. 1897.
6. Brandt, C. (s. p. 46 Nr. 8).
7. Carlgren, O. (s. p. 507 Nr. 10).
8. Cialona, M. Osservazioni pratiche sull' epoca della comparsa e della variabilità quantitativa delle specie piu comuni nel plankton del porto di Messina. Ric. Labor. Anat. Roma. Bd. 8. 1901.
9. Cleve, P. T. (s. p. 120 Nr. 11).
10. Cleve, P. T., Ekman, G. u. Pettersson, O. Les variations annuelles de l'eau de surface de l'océan atlantique. Göteborgs Vet. Vitterh. Handl. (4) 3. Häftet 1901.
11. Cori, C. J. u. Steuer, A. Beobachtungen ü. d. Plankton d. Triester Golfes i. d. Jahren 1899 u. 1900. Zool. Anz. 1901.
12. Daday, E. v. Monographie der Familie Tintinnodeen. Mitt. zool. Station Neapel. Bd. 7. 1886—87.
13. Delap, C. Notes on the Plankton of Valencia Harbour 1899—1901. Ann. Rep. Fish. Ireland. 1902—3. Pt. II. App. I. 1905.
14. Fulton, T. W. The spawning and spawning places of marine food fishes. Eighth Ann. Rep. Fish. Board Scotland. Part. III. 1890.
15. Fulton, T. W. Observations on the reproduction, maturity and sexual relations of the food fishes. Tenth Ann. Rep. Fish. Board Scotland. P. III. 1892.
16. Garstang, W. Faunistic notes at Plymouth during 1893—94. III. Materials for a calendar of the floating fauna. Journ. Mar. Biolog. Assoc. U. Kingdom. N. S. Bd. 3. Nr. 3. 1894.
17. Gouret, P. Considérations sur la faune pélagique du golfe de Marseille suivies d'une étude. Ann. Mus. H. N. Marseille. Bd. 2. 1884.
18. Graeffe, E. (s. p. 97 Nr. 18).
19. Gran, H. H. (s. p. 71 Nr. 21).
20. Hartlaub, C. Die Coelenteraten Helgolands. Wissensch. Meeresunters. N. F. Bd. 1. 1894.
21. Hensen, V. (s. p. 47 Nr. 18).
22. Hertwig, R. Studien über Rhizopoden. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 11. N. F. Bd. 4. 1877.
23. Jörgensen, E. Tintinnen der norw. Westküste. Bergens Museum Aarb. f. 1889.
24. Jörgensen, E. Protophyten und Protozoën im Plankton von der norweg. Westküste. Bergens Museum Aarbog. 1899. Nr. 6. 1900.
25. Keller, C. Mitteilungen über Medusen. Recueil Zool. Suisse. Bd. 1. 1884.
26. Korotneff, A. Zoologische Paradoxen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 51. 1891.
27. Linko, A. K. Untersuchungen ü. d. Plankton des Barents-Meeres. Annal. wiss. prakt. Murman-Exped. 1907 (russisch. Ref. in Zool. Cbl. Bd. 14. 1907).

Digitized by Google

28. Lo Bianco, S. Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. Mitt. zool. Station Neapel. Bd. 8. 1888. Bd. 13. 1899.
29. Nathansohn, A. (s. p. 121 Nr. 38).
30. Pavillard, J. Recherches sur la flore pelagique (Phytoplankton) de l'Etang de Thau. Travail de l'Inst. Botan. Univ. Montpellier et de la station zool. de Cette. 1905.
31. Pratt, H. S. Life-history and anatomy of the appendic. Distomes. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 11. 1898.
32. Schmidtlein, R. Vergl. Übersicht ü. d. Erscheinen größerer pelag. Tiere. Mitt. Zool. St. Neapel. Bd. 1 u. 2. 1878 u. 1880.
33. Schmitz, F. (s. p. 274 Nr. 42).
34. Schröder, B. (s. p. 383 Nr. 61).
35. Schröder, B. (s. p. 509 Nr. 86).
36. Schütt, F. (s. p. 8 Nr. 22).
37. Scott, Th. The distribution of pelagic invertebrate fauna of the firth of Forth ... Sixteenth Ann. Rep. Fish. Board. Scotland. 1898.
38. Selys-Longchamps, M. de. Über Phoronis u. Actinotrocha bei Helgoland. Wiss. Meeresunters. N. F. Bd. 6. Helgld. 1904.
39. Steuer, A. Beobachtungen ü. d. Plankton d. Triester Golfes im Jahre 1901. Zool. Anz. Bd. 25. 1902.
40. Steuer, A. (s. p. 290 Nr. 41).
41. Steuer, A. Über zwei interessante Larvenformen aus dem Plankton des Triester Golfes. Zool. Anz. Bd. 28. 1904.
42. Steuer, A. (s. p. 274 Nr. 44).
43. Stiasny, G. Beob. ü. d. mar. Fauna d. Triester Golfes i. J. 1908. Zool. Anz. Bd. 34. 1909.
44. Vanhöffen, E. (s. p. 187 Nr. 22).
45. Willemoes-Suhm, R. v. Biolog. Beobachtungen über niedere Meerestiere. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. 21. 1871.
46. Williamson, H. C. On the pelagic fish-eggs and larvae of loch fyne. Seventeenth Ann. Report of Fish. Board Scotland. 1899.
47. Woltereck, R. Trochophora-Studien I. Zoologica. Heft 34. Bd. 13. 1902.

Digitized by Google

Kapitel IX.

Die Bedeutung des Planktons im Haushalte der Natur.

„Die Woge stand und rollte dann zurück,
Entfernte sich vom stolz erreichten Ziel;
Die Stunde kommt, sie wiederholt das Spiel —
Sie schleicht heran an abertausend Enden,
Unfruchtbar selbst, Unfruchtbarkeit zu spenden."
Goethe, Faust, II. Teil.

Die Verse Goethes geben die Anschauungen einer Zeit wieder, in der man noch nicht im entferntesten daran gedacht hatte, das Wasser auf seinen Gehalt an Organismen in systematischer Weise zu untersuchen. Schreibt doch selbst der junge Ch. Darwin noch auf seiner Weltreise sichtlich enttäuscht: „Welches sind die gerühmten Herrlichkeiten des grenzenlosen Ozeans? Eine langweilige Wüste von Wasser, wie es der Araber nennt."

Aus der Vorstellung der organismenleeren Wasserwüste hat sich mit dem Fortschreiten der Planktonkunde allmählich die weit zutreffendere einer oft geradezu überreich mit Tieren aller Art bevölkerten Wasserwiese herausgebildet. Freilich ist das „Gras" dieser Wiese mikroskopisch klein; dafür sind die Planktonpflanzen den Landpflanzen gegenüber in einigen Beziehungen im Vorteil: sie sind gegen Dürre, Kälte und Sturm geschützt. Jede einzelne Zelle ist ein freies Individuum, sie kann für sich allein leben und sich vermehren. Bei den meisten Landpflanzen ist es nur eine beschränkte Anzahl von Zellen, die das Wachstum besorgt, dagegen erhält sich bei ihnen oft die Produktion vieler Jahre, während die Planktonpflanzen sich nicht jahrelang erhalten, sondern in sehr kurzer Frist als solche vergehen und sich nur in der Form ihrer Nachkommen und Keime erhalten. Man darf also eigentlich nur den Jahreszuwachs auf dem Lande mit der Produktion des Meeres vergleichen, wobei der Unterschied etwas weniger groß ausfallen dürfte als bei der einfachen direkten Vergleichung (Hensen und Apstein).

Die Pflanzen des Geobios können nur von einer Seite, vom Boden her, die zu ihrer Ernährung nötigen Stoffe beziehen, für die Planktonpflanzen aber hat das Wasser den Wert einer Nährlösung, von der sie allseitig umgeben sind.

Digitized by Google

Das weite Luftmeer bewohnt keine ihm besonders angepaßte Lebensgemeinschaft, die wir biologisch als dem Plankton gleichwertig betrachten könnten — es gibt kein „Aëroplankton". Nur die Pflanzendecke des Festlandes, die „Benthosflora des Luftmeeres" gleichsam, gelangt in vertikaler Richtung nach aufwärts zu großer Ausbreitung, der erst die Region des ewigen Schnees Halt gebietet. Unterhalb der Bodenoberfläche freilich bilden schon nach wenig Metern die anaëroben Bakterien die letzten Lebensspuren. Die Benthosflora des Hydrobios ist dagegen wegen der geringeren Durchlässigkeit des Wassers für Lichtstrahlen in ihrer Ausdehnung auf wenige hundert Meter der Küstenregion und die seichten Süßwasserbecken des Binnenlandes beschränkt. Die benthonische Tierwelt aber vermag noch in großen Tiefen zu leben und verdankt ihre Existenz dem reichen Planktonleben, das in den oberen Wasserschichten allüberall gedeiht.

Wäre es möglich, die Meere plötzlich trocken zu legen, so würden wir den Boden mit einer ununterbrochenen, dicken Schicht von Plankton bedeckt sehen und darin dicht gebettet alle jene Organismen vom kleinsten Fischchen bis zu den größten Walen, die direkt oder indirekt auf diese „Urnahrung" angewiesen sind. Auf dem Grunde der trockengelegten Nordsee würde man überall Fischschuppen kleinerer Fische glänzen sehen, halbpfundige Fische würden kaum 5 Meter auseinanderliegen, an sonstigen Tieren würden wir mit jedem Schritt auf ein oder das andere makroskopische Tier stoßen; nur makroskopische Pflanzen fehlen vollkommen. „Das Bild ist also völlig verschieden von dem des Landes."

Wir würden jedenfalls den einen unabweisbaren Eindruck bekommen, „daß die Fülle des organischen Lebens im Meere sehr viel größer ist als auf dem Festlande und in der Luft" (Heincke).

Dem „Herrn der Erde" ist es bisher nur in bescheidenem Maße gelungen, sich über die Menge dieser wertvollen Schätze des Hydrobios eine halbwegs richtige Vorstellung zu bilden. Der Lebensbezirk des Planktons ist für solche Berechnungen der weitaus günstigste, und wegen der innigen Beziehungen zum Benthos gestattet er auch einen Rückschluß auf die Menge des letzteren im Meere sowohl wie im Süßwasser.

Krämer hat z. B. zur Feststellung der den Riffkorallen zur Verfügung stehenden Nahrungsquellen berechnet, daß um das Rose Atoll in der Südsee in einer Seemeile Umkreis gegen 1000 Tonnen (à 1000 kg) Copepoden-Plankton vorhanden ist. Bekanntlich sind im offenen Ozean die Globigerinen (neben Coccolithophoriden u. a.) die wichtigsten Kalkträger. Krämer konnte feststellen, daß rund 1200 Globigerinen im Kubikmeter Seewasser enthalten sind, daß auf

Digitized by Google

jeden Meter Riffrand seewärts bis zu 500 m Tiefe, also auf etwa 150 qm, 1 cbm Globigerinenschalen in einem Jahr zur Ablage kommt. Darnach würde die Böschung in 150 Jahren um einen Meter höher werden. Eine submarine Erhebung, die 500 m unter der Oberfläche liegt, müßte durch die Globigerinenablagerungen in 100 000 Jahren mit ihrer Spitze ans Tageslicht kommen. In Samoa beobachtete Krämer durchschnittlich 0,42 ccm Plankton in 1 cbm Wasser, in Kiel aber in demselben Wasserquantum 1,9 bis 11 ccm. Hensen erzählt von der National-Expedition, daß die unter und nahe den Tropen gefundenen Planktonmengen relativ geringer, nämlich im Mittel achtmal geringer waren als im Norden bis zu den Neufundlandbänken, und nach Brandt ist das durchschnittliche Planktonvolumen in der Kieler Bucht zehnmal und bei Grönland zwanzigmal so groß als bei Messina.

Im allgemeinen läßt sich feststellen, daß 1 qm Meeresfläche ziemlich gleichviel organische Substanz liefert wie eine gleich große Fläche Kulturlandes, nämlich etwa 150—180 gr.

Bezüglich des Limnoplanktons berechnete Zacharias das am 7. April 1895 im großen Plöner See vorhandene Melosirenplankton allein auf 55 469 Zentner.

Im Illinoisriver berechnet Kofoid das monatliche Planktonmittel aus 235 Fängen mit 2,71 ccm pro 1 cbm Wasser. Die jährliche Totalproduktion des Flusses beträgt 67,750 cbm Plankton.

Einige recht anschauliche Daten gibt Schröter über die Planktonmengen des Züricher Sees. Am 12. Mai 1896 kamen aus 8 m Tiefe pro 1 qm Oberfläche ca. 1000 ccm Plankton, meist *Tabellaria asterionelloides*. Einem ha Seefläche bei Zürich entsprach an diesem Tage eine Planktonmenge von mindestens 430 kg Trockensubstanz. Um alles Plankton des „inneren Seebeckens" in getrocknetem Zustande fortzuschaffen, hätte es eines Güterzuges mit 7 Waggons bedurft. Die gesamte Kieselsubstanz würde einen Quarzblock von 2,25 m im Geviert darstellen, mit einem Gewicht von 303,8 Meterzentnern. Gegenüber diesen kolossalen Zahlen erscheinen uns die Mengen der planktonischen Bakterien, wenn es sich auch nur um Minimalzahlen handelt, überraschend klein. Fischer findet im Meere bis zu 200 m Tiefe im Mittel 785 000 Keime pro Liter, also 785 Millionen Keime für den Kubikmeter und für die 200 m hohe Wassersäule mit dem der Öffnung des Planktonnetzes entsprechenden Querschnitt von 0,1 qm, aus welcher das Planktonnetz das Plankton herausgefischt hat, also für 20 cbm 15 700 Millionen Keime. Den Rauminhalt eines Bakteriums mit einem Würfel von 1 μ $\left(= \frac{1}{1000}\text{ mm}\right)$ Kantenlänge angenommen, nehmen

Digitized by Google

1000 Millionen Bakterien den Raum von 1 cmm, unsre 15 700 Millionen aber 15,7 cmm ein, d. h. nicht ganz den 64. Teil von 1 ccm.

Von größter Bedeutung für den Stoffumsatz im Plankton ist bekanntlich die Menge der darin vorkommenden Copepoden; von den kleineren Formen gehen nach Krämer etwa 1000 auf 0,1 ccm. Nehmen wir nun die mittlere Tiefe der Ostsee zu 20 m an, so würden nach Hensens Berechnungen auf die Quadratmeile rund 100 Billionen Copepoden kommen. Wären diese Copepoden alle entwickelt, so würde dies ein Gewicht von 153 200 kg an trockener organischer Substanz ergeben; tatsächlich dürften im Mittel 0,878 ausgebildete Copepoden auf eine Larve, 3,02 auf ein Ei kommen. Für die Nordsee dürften die Zahlen nicht unwesentlich kleiner ausfallen, und die Nordsee selbst hat wiederum 7—10mal soviel Copepoden im Plankton als der Atlantik.

Neben den Copepoden als den wichtigsten Konsumenten der pflanzlichen Urnahrung kommen zunächst von dieser selbst die Mengenverhältnisse der Ceratien und Diatomeen in Betracht.

Die Dichte von *Ceratium tripos* z. B. kann so groß werden, daß auf 1 ccm Ostseewasser 13 Individuen dieser Art kommen; auf Grund sorgfältiger Beobachtungen findet Lohmann in 1000 Liter Mittelmeerwasser (vor Syrakus) 404 250 Gymnodinieen (Volumen 0,66 ccm) und 37 450 Peridiniaceen (Volumen 0,7 ccm); von Diatomeen 1 100500 Individuen (Volumen 10,2 ccm).

Nehmen wir nun an, daß ein Copepode in 24 Stunden nur 12 Ceratien frißt, so gibt dies pro Jahr 4370 Stück, pro qm Oberfläche aber für eine Million Copepoden eine Jahreszährung von 4370 Millionen Ceratien oder einer dieser äquivalenten Substanz, was einer Jahresproduktion von 133,35 Gramm organischer Substanz entspricht. Ähnliche Berechnungen hat Hensen auch über die Jahreszährung des Diatomeenplanktons angestellt. Das Produktionsmittel des Ostseeplanktons wird für das ganze Jahr pro Tag mit 18 ccm per 1 qm Oberfläche angegeben; dies gibt pro Jahr 6570 ccm. Daraus erhalte ich bei Diatomeenplankton 14,8—17,7 Gramm organische Substanz. Wenn wir den Fraß der Copepoden mit jährlich 133 Gramm veranschlagen, erhalten wir als Jahresproduktion pro 1 qm Oberfläche Ostsee im Minimum 150 Gramm organische Substanz. Ein Ackerland gleicher Oberfläche brächte nun etwa 179 Gramm organische Substanz. Die Jahresproduktion des Haliplanktons ist also, schließt Hensen, etwa um 20% geringer, vielleicht aber, da es sich ja bei diesen Berechnungen nur um Minimalzahlen handelt, annähernd ebenso groß wie die des bebauten Landes.

Digitized by Google

Ähnliche Berechnungen sind auch bezüglich des Limnoplanktons versucht worden, so z. B. von Schröter für den Zürichsee. Nehmen wir für diesen See den schon früher erwähnten Ertrag von 430 kg = 4,3 Meterzentnern Plankton (Trockensubstanz) an, so ergibt der Vergleich mit einer gleich großen Wiesenfläche am See, daß diese durchschnittlich jährlich 84,7 Kilozentner Dürrfutter liefert. Das Wiesenheu hat ca. 86% Trockensubstanz, also pro 1 ha 72,8 Meterzentner Trockensubstanz, demnach 18mal mehr als eine gleich große Seefläche.

Dabei ist allerdings beim Land die Gesamtproduktion berücksichtigt, beim See nur das Plankton ohne Nekton (Fische!) und Bodenflora. Sodann ist auch die Produktionsdauer vernachlässigt, denn die Wiese braucht zur Erzeugung jener Mengen ca. 8 Monate, im See dagegen ist die angegebene Menge gleichzeitig in einem bestimmten Monat vorhanden. Wieviel Plankton der See aber in 8 Monaten produziert, wissen wir nicht.

Wir werden vielleicht zu einem treffenderen Vergleich zwischen Land- (= Wiese) und Wasser (= See)-Produktion gelangen, wenn wir die Frage etwas anders formulieren, nämlich so:

Wie würde eine Wiese aussehen, welche ebensoviel Trockensubstanz enthält, als unter der gleichen Seefläche vorkommt? Solche Wiesen finden sich nun nach Schröter tatsächlich und zwar auf den Heubergen der Schweizer Alpen.

Eine Wiese auf dem Schanfigger Heuberge (in 2000 m Seehöhe) liefert nun 5,5 Meterzentner pro 1 ha, das sind 4,7 Meterzentner Trockensubstanz, also ungefähr soviel wie eine gleich große Fläche des Züricher Sees.

Haben wir im vorhergehenden in den Halibakterien und Peridineen die Mengenverhältnisse von Vertretern des Mikroplanktons kennen gelernt, in den Copepoden den Reichtum des freien Wassers an dessen wichtigsten Mesoplanktonten, so wollen wir im folgenden nun noch etwas über die Menge der fast ausschließlich auf das Meer beschränkten Makroplanktonten in Erfahrung bringen. Quallen, Salpen, Janthinen, sie alle sollten ja, wie man lange Zeit glaubte, höchst unregelmäßig im Meere verteilt, in zufälligen „Schwärmen“ da und dort angehäuft vorkommen, und es scheint, als ob das Vorkommen von wenigstens scheinbar gesetzlosen Schwärmen dieser Makroplanktonten auch die Vorstellung über das regelmäßige und gleichmäßige Vorkommen des Kleinplanktons beeinflußt hätte. „Die bisher übliche Ansicht war, daß die Meeresbewohner in Scharen verbreitet seien, und daß man je nach Glück und Gunst, nach Wind, Strömung und Jahreszeit bald auf dichte Massen, bald auf unbewohnte Flächen komme“ (Hensen).

Digitized by Google

Solch regellose, lokale Ansammlungen von Tieren einer Art neben von denselben Tierarten unbewohnten oder schwach bewohnten Meeresstrecken bezeichnet man als „Schwarm". Die Untersuchungen von Vanhöffen, Dahl, speziell die von Apstein an Salpen gemachten Beobachtungen führten indessen alsbald zu dem Schlusse, daß viele der als Schwärme gedeuteten lokalen Ansammlungen nicht „Schwärme" im Sinne von regellosen Vorkommnissen sind, sondern daß viele Makroplanktonten gesetzmäßig alljährlich zur selben Zeit am selben Orte erscheinen. Derartige gesetzmäßige Zusammenrottungen nennen wir nun mit Apstein „Produktionen" oder besser „Ansammlungen"; wir finden z. B. Salpenansammlungen bei den Hebriden, an der Westküste Südafrikas, am Westrande des Benguelastromes, Dahl fand mehrmals östlich von Sokotra Pelagien in großer Menge. Für diese regelmäßigen Ansammlungen gibt Apstein folgende Erklärung. Organismen, wie auch alle anderen Körper (Treibholz, Blätter, Bäume) werden, wenn sie in einem Strom treiben, zum Teil nach den Rändern des Stromes getrieben, und wenn sie an die Grenze des Stromes gelangen, in ruhendes Wasser abgelagert. Schon Semper nennt diese Erscheinung die „Selbstreinigung des Stromes". Die Ansammlung des Sargassum beruht ja auf dieser Lebensäußerung des Stromes sowie nicht minder der verhältnismäßige Planktonreichtum der Gegenströme und Kompensationsströme. Auch hier befördern die Nord- und Südäquatorialströme stetig Organismen an ihre Ränder, so daß aus beiden äquatorialen Strömungen sich die Organismen im Kompensationsstrom anreichern müssen; er erhält also außer den in ihm lebenden Organismen fortwährend Zufuhren von beiden Seiten. So erklärt sich ungezwungen der Reichtum des atlantischen Guineastromes und der indischen Gegenströmung.

Neben der „Selbstreinigung der Ströme" können „Ansammlungen" noch durch die Reibung beim Aufstoßen der Strömung auf irgendein Hindernis hervorgerufen werden, sei es nun eine Küste oder ein anderer Strom, der ihm entgegenkommt. Ein solches Zusammentreffen von Strömungen finden wir an der Küste von Nordafrika, das Auftreten einer Kante der Strömung auf Land beim Golfstrom an der Nordwestseite Schottlands bei den Hebriden. In beiden Fällen muß durch Reibung die Geschwindigkeit der Strömung gehemmt oder ihre Bewegung in der Nähe des Hemmnisses aufgehoben werden, sie muß sich „tot laufen". Hier haben wir dann ruhendes oder schwach bewegtes Wasser, in dem sich die Organismen ansammeln und besonders stark ansammeln, da an der Kante des Stromes noch die Selbstreinigung desselben in Wirksamkeit tritt. Treffen zwei Strö-

Digitized by Google

mungen nicht direkt aufeinander, sondern fließen sie nebeneinander in entgegengesetzter Richtung hin, so muß ebenfalls durch Reibung ein ruhender Wasserstreifen zwischen ihnen zustande kommen, der unter dem Namen Stromkabbelung bekannt ist und sich von weitem sichtbar macht durch hüpfende, spitze, pyramidenartige Wellen zwischen den ruhig und glatt hinfließenden Strömen (Apstein).

Über die Dichte solcher Ansammlungen von Makroplanktonten liegen aus älterer Zeit, als man noch nicht gewohnt war, zu zählen, jedenfalls vielfach übertriebene Angaben vor. Ein Velellenschwarm kann nach Brandt schon als sehr dicht bezeichnet werden, wenn die Individuen je ein Meter voneinander entfernt sind. Aber auch wenn weniger dicht schwimmende, wie Physalien, mit 10 Meter Abstand voneinander auftreten, sieht man vom Schiffe aus noch Tausende im Umkreis.

Krämer zählte am 3. Juli 1896 bei Lindesnaes auf der Fahrt von Wilhelmshaven nach Norwegen die Quallen: es kamen auf 300 qm eine einzige, Ende Juli bei Stavanger in See auf 720 qm eine, tagsdarauf auf 80 qm eine (und zwar diesmal *Aurelia*).

Auf seiner Reise nach dem Bismarck-Archipel beobachtete einmal (am 13. April) Dahl in der Javasee Porpiten fast eine halbe Stunde lang, also etwa eine geographische Meile weit; sie waren so zahlreich, daß sie nicht gezählt werden konnten. „Sie fanden sich bald in Streifen, bald kamen auf einen Quadratmeter 5—10 Individuen, bald auf Strecken von 10 m nur einzelne Individuen. Etwas weniger deutlich war die Streifenbildung bei Pelagia, immerhin aber erkennbar. An den dichten Stellen kamen hier bisweilen etwa 5 Individuen auf einen Kubikmeter. Der Pelagienschwarm vom 15. März im Roten Meere wurde zwei Stunden lang beobachtet, war also wenigstens 45 km lang.“ Am dichtesten scheinen Salpen vorzukommen. Während der deutschen Südpolar-Expedition beobachtete Vanhöffen ungefähr in 35° 35′ s. B., 7° ö. L. am 15. November 1901 von diesen Tieren losere und dichtere Wolken, „letztere so dicht, daß die Tiere einander berührten. Dr. Bidlingmaier konnte den Schwarm von der Tonne des Großmastes aus verfolgen. Er beobachtete um 8^h vier Parallelzüge, von denen der eine, erheblich länger als die anderen, mehrere 100 m weit sichtbar war, und die durch die gelbliche Farbe und Irisieren des Wassers auffielen.“

Ähnliche Massenanhäufungen, wie wir sie soeben bei einigen Makroplanktonten kennen lernten, sind auch bei verschiedenen Mesoplanktonten gefunden und in ähnlicher Weise gedeutet worden.

So wurden während der Plankton-Expedition zwei echte Plankton-

Digitized by Google

rotatorien, *Synchaeta atlantica* und *Rattulus henseni*, nur in der Irmingersee in großer Menge gefangen, und man könnte, meint Zelinka, annehmen, „daß die Häufigkeit von Rotatorien an dieser Stelle durch passive Schwarmbildung im Sinne Apsteins erfolgt wäre." Ebenso ist die Verteilung der Schizophyceen nach Wille im Meere nicht ganz gleichmäßig; „die Oscillatorien treten offenbar gelegentlich in dichten Schwärmen auf".

Daß solche lokale Planktonmassen selbst den Verlauf der Rohvolumenkurve beeinflussen können, lehrte während der Plankton-Expedition ein Fang bei Neufundland, über den Krümmel berichtet: „Der einzige Fang, wo eine entscheidende und starke Unregelmäßigkeit des Volumens eingetreten ist, fand sich am äußeren Rande des Labradorstromes. Hier stieg das Volumen von 5 auf 156 ccm, um im weiteren Verlaufe der Reise auf 15, dann auf 4,5 ccm zu fallen. Wir sind hier auf einen sogenannten Tierstrom gestoßen, den wir in einer Strecke von 50—75 Seemeilen durchfahren haben; die ganze Masse, die in Form blutroter Wolken an der Oberfläche sichtbar wurde, bestand wesentlich aus einer im Norden sehr gemeinen Art, dem *Calanus finmarchicus*." Doch das sind eben Ausnahmen. In der Mehrzahl der Fälle werden sich solche „Schwärme" in Zukunft jedenfalls als regelmäßig auftretende „Ansammlungen" im Sinne Apsteins herausstellen und die Tatsache nur bestätigen können, daß die Lebewelt des Pelagials kein „wildes Chaos wirr durcheinandergewürfelter Planktonmassen" darstellt, sondern daß selbst größere Planktonten, wie *Copilia*, *Lucifer* und *Tomopteris* und viele andere so gleichmäßig verteilt sind, daß „eine Säemaschine die Saat auf dem Acker nicht entfernt gleichmäßig genug aussäen könnte" (Schütt).

Auch im Süßwasser kann es zuweilen zur Schwarmbildung einzelner Planktonten kommen, z. B. in nordamerikanischen Seen. Während aber Birge noch 1897 die Vermutung aussprach, daß solche Schwarmbildungen vielleicht häufiger vorkommen dürften, als man gewöhnlich annimmt, mußte Marsh auf Grund neuerer Untersuchungen seine ursprüngliche Ansicht aufgeben und bekennen, daß die Gleichmäßigkeit der horizontalen Verbreitung größer ist, als er früher angenommen hatte. Wo Schwarmbildung wirklich vorkommt, wird sie gewöhnlich von den Krebsen des Limnoplanktons verursacht. Unzweifelhafte Crustaceenschwärme hat z. B. Huitfeld-Kaas in norwegischen Seen beobachtet; er sah in einem Alpensee in Gudbrandsdalen eines Morgens im August *Bosmina obtusirostris* an der spiegelglatten Wasserfläche in kleinen Haufen angesammelt und in schmalen Bändern langsam am ruhig liegenden Boote vorbeigleiten. „Die Bos-

Digitized by Google

minen zeichneten sich sehr deutlich als kleine, dunkle Punkte auf dem undurchsichtigen, blaugrünen Gletscherwasser. Eine andere unzweifelhaft sichere Observation, daß *Bosmina obtusirostris* in Schwärmen auftreten, wurde vom Konservator Grieg in Bergen gemacht, der in Hauglandsvand in der Nähe dieser Stadt mehrere Tage hindurch große Schwärme von Saiblingen (*Salmo alpinus*) beobachtete, die sich an der Oberfläche in einer Art „Köder" wälzten." Ein Netz, welches an dieser Stelle durch das Wasser gezogen wurde, war augenblicklich angefüllt von Massen der erwähnten Cladocere. Wurde das Netz an anderen Stellen versenkt, an denen sich keine Fische gezeigt hatten, so erhielt man so wenig Bosminen, daß man die eingefangene Menge kaum mit freiem Auge sehen konnte.

Auch *Holopedium gibberum* tritt vielleicht hier und da in Schwärmen auf.

Als Ursache der Schwarmbildung von Limnoplanktonten kommen wohl hauptsächlich Winde und Strömungen sowie Unterschiede in der Lichtintensität an verschiedenen Stellen kleinerer Alpenseen in Betracht. Jedenfalls können die eigentlichen Schwärme im Süßwasser ebensowenig wie im Meere einen nennenswerten, störenden Einfluß auf die zur Bestimmung der Planktonmenge benutzten Methoden ausüben.

Nun hat es sich aber gezeigt, daß der Planktongehalt des Meeres durchaus nicht überall gleich groß ist. Als sehr arm an Plankton muß der Pazifik bezeichnet werden, wenngleich heute nur erst wenig statistisches Material vorliegt. „Wenn Balboa, als er den „stillen" Ozean zum ersten Mal erblickte, Zoologe gewesen wäre, so müßte man seinem Scharfblick Bewunderung zollen. Er wußte nicht, wie recht er hatte", urteilt Krämer. Schon Graeffe, der durch 11 Jahre in Apia als Naturforscher Godeffroys weilte, sagt: „Auffallend ist in diesen Regionen das gänzliche Fehlen pelagischer Seetiere".

Krämers einziger Fang im offenen Pazifik (bei den Tongainseln) ergab für 1 cbm Seewasser 0,15 ccm Plankton, weiter südlich, an den Küsten von Neuseeland und Neusüdwales steigt der Durchschnittsertrag (= Einheitsmenge Schmidles)[1]) auf 1,84 ccm pro 1 cbm Wasser.

In systematischer und einheitlicher Weise wurde indessen bisher lediglich das Planktonvolumen im Atlantik während der Reise des „National" bestimmt. Was sagt uns nun die auf Grund der quantitativen Fänge aus 200 m Tiefe konstruierte Kurve? (Fig. 321.) Schütt erklärt:

1) Siehe S. 184.

Digitized by Google

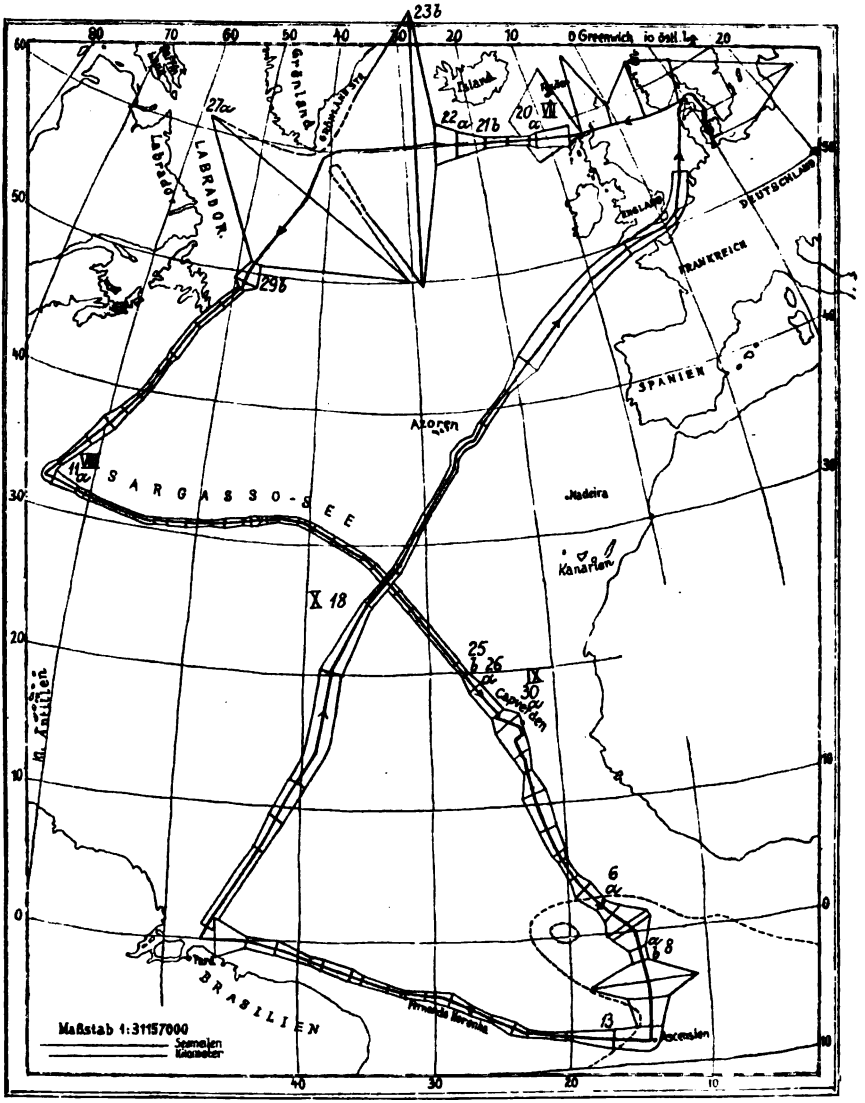


Fig. 321. Planktonvolumen des Atlantik und der Nordsee nach den Untersuchungen des „National" 1889 und der „Holsatia" 1885. (Nach Hensen.)

Der Weg dient als Abszisse für Ordinaten, die Ort und Volumen der Fänge mit dem Planktonnetz angeben. Für die Fänge des „National" sind positive und negative Ordinaten zu addieren.

(Golfstrom.) Die ersten Fänge der Plankton-Expedition wurden gemacht im nordöstlichen Ausläufer des Golfstromes, welcher in ost-

Digitized by Google

westlicher Richtung durchschnitten wurde. Den Stationen VII 20a bis 21b entsprechen die (auf 200 m umgerechneten) grobflockigen Planktonmengen von 9,4, 5,8, 7,1 ccm.

(Irmingersee.) Mit Station VII 22a haben wir den Übergang zur Irmingersee, einem Mischgebiet von Golfstrom- und kaltem Nordwasser, erreicht. Nun wird das Plankton immer feiner und lockerer, das Auftreten von immer größer werdenden Mengen einer sehr feinen Diatomeenform von mehreren Millimetern Länge (*Synedra*) bedingt ein Steigen des Fanges von 7,4 ccm, der Durchschnittszahl des Golfstromes, auf 16,4 ccm. Auf Station VII 23b befinden wir uns vollkommen im Gebiet der Irmingersee. Der Fang steigt darin auf die im Vergleich zu den vorigen Fängen sehr beträchtliche Höhe von 166,9 ccm. Nach Westen hin sinkt das Volumen wieder.

(Ostgrönlandstrom.) Am 26. Juli verließ die Expedition die Irmingersee und kam in das Gebiet des von Norden vordringenden kalten Ostgrönlandstromes. Mit einem Schlage waren damit auch die Planktonverhältnisse verändert, in qualitativer wie in quantitativer Hinsicht. Die große Masse der Synedra war verschwunden und das Volumen demgemäß bedeutend reduziert. Da leider der betreffende Fang verunglückte, basiert dieser Teil der Volumenkurve nicht auf Messungen, sondern auf subjektiven Schätzungen, was durch die punktierte Linie ausgedrückt ist.

(Westgrönlandstrom.) Wie im Mischgebiet der Irmingersee zeigte der folgende Fang (VII 27a) im Westgrönlandstrom, in dem sich abermals kaltes, arktisches Wasser mit warmem Golfstromwasser mischt, einen Aufstieg der Kurve, der ebenfalls durch *Synedra*-Massen bedingt ist. „Die Fänge dieser beiden Golfstrom-Mischgebiete sind getrennt durch etwa 400 Meilen Entfernung, und in der Reihe der Planktonfänge sind sie außerdem getrennt durch einen dem Ostgrönlandstrom angehörigen Fang von ganz anderem Charakter, und dennoch sind sie scheinbar so gleich, als ob sie an derselben Stelle gemacht wären. Das Planktonverhalten charakterisiert daher diese zwei weit getrennten Mischungen des Golfstromes als ein zusammengehöriges Ganzes."

(Labradorstrom.) Im folgenden, dem Labradorstrom ändert das Plankton sofort seinen habituellen Charakter: es ist nicht mehr fein-, sondern grobflockig, *Synedra* fehlt, das Rohvolumen sinkt von 162 auf 5 ccm; auf Station VII 29b trifft der Dampfer die schon früher erwähnten roten Wolken von *Calanus finmarchicus*.

(Neufundlandbank.) Im Seichtwasser der Neufundlandbank konnte nicht die gewöhnliche Tiefe von 200 m abgefischt werden,

Digitized by Google

weshalb „eine jetzt noch nicht mögliche Reduktion der Fangmasse eintreten müßte."

(Südlicher Labradorstrom.) Der südlich der Neufundlandbank fließende Teil des nach Südwesten umbiegenden Labradorstromes erwies sich jedenfalls als planktonarm.

(Floridastrom.) Unbedeutende Schwankungen der Planktonmenge zeigen den Eintritt in den Floridastrom an, in dem nach Süden zu das Volumen von $2^1/_2$ auf 9 ccm steigt. Hier wird dann die nicht scharf definierbare Grenze des Floridastromes gegen die Sargassosee erreicht.

(Sargassosee.) Außerordentlich gleichmäßig-geringe Volumenmengen zeichnen die Sargassosee aus (Station VIII 11a bis etwa 25b).

(Kanarienstrom.) Genau an der Stelle, die Krümmel als äußerste Ostgrenze der Sargassosee angibt (Wahrscheinlichkeit, Sargassum treibend anzutreffen, 0,3—1%), nämlich von Station VIII 26a ab, steigt der Planktongehalt im reißenden Kanarienstrom wieder an, nachdem er vorher in der stromlosen Sargassosee auf viele Hunderte Meilen über alle Erwartung gleichmäßig niedrig gewesen war. Mit 15,5 ccm ist das Maximum (bei Station IX 30a) erreicht, südlich von den Kapverden sinkt die Kurve, um erst an der Grenze des nächsten, in entgegengesetzter Richtung (von West nach Ost) fließenden Guineastromes neuerdings zu steigen.

(Guineastrom.) Beim Durchschneiden dieses äquatorialen Gegenstromes macht sich ein allmähliches Sinken der Volumenkurve bemerkbar.

(Südäquatorialstrom.) Der östliche Teil des Südäquatorialstromes (von Station 6a bis 8) zeigt verhältnismäßig reiche Fänge bis auf die mittlere Zone, die durch die Stationen 8a, b gegeben ist. Den Grund dieser Eigentümlichkeit erblickt Schütt in den eigenartigen Temperaturverhältnissen dieses Gebietes. Die Temperatur- und Volumenkurve zeigen hier nämlich parallele Schwankungen. Es liegt die Vermutung nahe, daß die Expedition bei den Stationen 8a und b eine schon von Krümmel an dieser Stelle angezeigte „Kälteinsel" angeschnitten hat und daß das Herabsinken des Planktonvolumens in diesen Stationen bedingt ist durch das aufsteigende, kalte Tiefenwasser, das, nach den übrigen Planktonfängen zu urteilen, weniger Plankton enthalten muß als das Oberflächenwasser. Die hohen Planktonvolumina der umliegenden Stationen würden nach Schütt dem aus dem Südosten stammenden kalten antarktischen Wasser zuzuschreiben sein. Aszension liegt ungefähr an der Grenze der Kältezunge, und von da zeigen die Volumenmessungen wiederum

Digitized by Google

die normale, für Warmwasser charakteristischen, niedrigen Werte bis zur brasilianischen Küste. Der Anstieg der Kurve in der Nähe des Tocantin läßt auf ein reicheres, allerdings mit Sand aus dem Amazonas untermischtes, neritisches, bzw. Hyphalmyroplankton schließen.

Die auf der Rückreise ausgeführten Fänge sind als Kontrollversuche für die auf der Ausreise erhaltenen Werte von besonderem Interesse, und in der Tat wurden hier im Westatlantik ungefähr dieselben Planktonmengen angetroffen wie in den entsprechenden Strömen im Ostatlantik. Ganz besonders deutlich ist wieder der Abfall der Kurve beim neuerlichen Eintritt in die Sargassosee (Station X 18). Die Mittelwerte der bei den beiden Durchquerungen erhaltenen Zahlen weichen nur um 0,3 ccm ab (Ausreise 3,3, Heimreise 3 ccm), und erst im Golfstromwasser nimmt die Planktonmenge wieder etwas zu.

* * *

Wir haben die Rohvolumenkurve der Plankton-Expedition etwas eingehender erläutert, denn sie stellt den ersten, größeren Versuch dar und wird für weitere Untersuchungen in dieser Richtung mustergültig bleiben. Nur aus der Nord- und Ostsee liegen noch die Ergebnisse der „Holsatiafahrt" von 1885 vor; die von Hensen angegebenen höheren Zahlen sind ein weiterer Beweis für den Planktonreichtum dieser kühlen und seichteren Nordmeere.

Das Mittelmeer zeigt in seiner Thermik und in der Zusammensetzung des Planktons, wie früher erwähnt, vielfach Verhältnisse, die nur mit denen der Sargassosee verglichen werden können.

Diese Analogien erstrecken sich auch auf die Volumenmengen des Planktons, die in beiden Meeren fast ausnahmslos gering sind.

So spärlich auch gegenwärtig selbst Rohvolumenmessungen vorliegen (von den Zählungen kombinierter Fänge mit Netz, Pumpe, Zentrifuge und Filtrator zu schweigen), drei Fundamentalsätze lassen sich schon aus den bisherigen Ergebnissen ableiten:

1. Das Plankton ist in den Ozeanen durchaus gesetzmäßig verteilt.

2. Der Planktongehalt der einzelnen Meere und Meeresabschnitte ist verschieden und wechselt von Strömung zu Strömung meist in quantitativer wie in qualitativer Hinsicht.

3. Die kalten Meere sind planktonreich, die warmen planktonärmer.

Dieses Paradoxon der Natur, daß in niederen Breiten die Organismenentwicklung unter scheinbar doch günstigeren Bedingungen dennoch spärlicher vor sich geht als in den Meeren der hohen Breiten, glaubte, wie wir a. a. O. schon näher ausführten, zuerst Brandt durch

Digitized by Google

die Annahme zu erklären, daß auch für die Produktion im Meere das Gesetz vom Minimum gelte, daß ferner jene günstigeren Existenzbedingungen in den Warmmeeren eine bestimmte Organismengruppe, die Denitrifikationsbakterien, in ihrer Tätigkeit derart fördere, daß dadurch anderen Lebewesen die wichtigsten Nährstoffe entzogen und damit die Existenzbedingungen für sie verschlechtert werden.

In ähnlicher Weise suchte auch Nansen im Anschluß an die Brandtsche Lehre sich die außerordentliche Produktivität der arktischen Polarströme zu erklären. Die sibirischen Ströme sollen dem Meere eine große Menge von Nährstoffen, darunter stickstoffhaltigen, zuführen, die im Eismeere bei der dort herrschenden niederen Temperatur vor bakterieller Zersetzung geschützt bleiben. Wenn die Ströme in wärmere Regionen gelangen und mit atlantischem Wasser in Berührung kommen, findet ein Aufblühen des Planktons statt — auf Kosten der vom sibirischen Festlande dem Meere zugeführten Nährstoffe, während im Eismeer selbst das allzu kalte Polarwasser keine Planktonentwicklung erlaubt.

Gegen diese Hypothese spricht schon die eine Tatsache, daß die antarktischen Meere ebenfalls ungeheuer planktonreich sind, trotzdem ihnen von dem Festlande, der Antarktika, sicher keine Nährstoffe zugeführt werden.

Eine andere Erklärung hat Hensen schon ein Dezennium früher gegeben. Er versucht die Armut der wärmeren Meere mit der geringeren Zufuhr von Stickstoffverbindungen durch atmosphärische Niederschläge im Vergleich zu den kühlern Meeresgebieten zu erklären, wie das neuerdings auch von Reincke geschehen ist. Dieser Erklärungsversuch ist aber nach Brandt schon deswegen unzutreffend, weil in den Tropen infolge der stärkeren elektrischen Entladungen etwa zehnmal soviel Salpetersäure durch die atmosphärischen Niederschläge (vom Lande) zugeführt wird als in der gemäßigten Zone. Noch andere Erklärungen sind von Schlösing, Audoynaud, Dieulafait und Natterer gegeben worden. Den neuesten Erklärungsversuch verdanken wir Nathansohn. Nathansohn macht, wie wir schon früher andeuteten, auf die Bedeutung der vertikalen Wasserbewegungen für die Planktonproduktion aufmerksam. Der kontinuierliche Leichenregen, der aus den oberflächlichen Planktonschichten in die Tiefe niederfällt, muß notwendigerweise mit der Zeit in den Oberflächenschichten eine Verminderung derjenigen Stoffe herbeiführen, die im Verhältnis zu den Bedürfnissen der Organismen in der relativ geringsten Menge vertreten, also im Minimum vorhanden sind. Die zunehmende Verarmung des Oberflächenplanktons bedingt einen spär-

Digitized by Google

licher niederfallenden Leichenregen und endlich eine Verödung der Tiefsee, deren Fauna ja auf den Leichenregen als einzige Nahrungsquelle angewiesen ist. Aus den absterbenden und verwesenden Tiefseetieren wird das Nährmaterial zwar in das umgebende Wasser übergehen, aber nur sehr langsam durch Diffusion in die höheren Wasserschichten aufsteigen. Es wird also, schließt Nathansohn, am Meeresgrunde eine Ansammlung von Nährstoffen stattfinden, die nicht verwertet werden können, weil hier die Betriebsenergie des Sonnenlichtes fehlt, und in den oberen Schichten, in die das Licht hineingelangt, wird sich aus Mangel an Nährstoffen nur spärliches Organismenleben entwickeln: Betriebskraft und Baumaterial sind räumlich getrennt und können deshalb nicht zum Aufbau lebendiger Körper Verwendung finden. Nur dort, wo durch lebhafte vertikale Strömungen (Konvektionsströmungen) die Nährstoffe an die belichtete Meeresoberfläche gebracht werden, kann es zu einer reichen Entfaltung organischen Lebens und zwar zunächst des Phytoplanktons kommen. Der bekannte Planktonreichtum der Irmingersee ließe sich so durch jene Auftriebströmungen erklären, die wir schon bei Besprechung der Sprungschicht kennen lernten; zugleich hat hier die Wirkung der Erdrotation eine zentrifugale Bewegungstendenz an der Peripherie und infolgedessen eine Aspiration aus dem Zentrum zur Folge. In der planktonarmen Sargassosee ist dagegen die entsprechende Bewegungskomponente zentripetal gerichtet und muß daher statt eines Auftriebs einen Anstau hervorrufen. In der Tat zeigen ja auch, wie wir wissen, die Temperaturmessungen, daß in dieser Region die Isothermobathen tief hinabgehen: wir haben hier den bestdurchwärmten Teil des Atlantik vor uns.

Wir können verallgemeinernd sagen, daß die Stellen der regsten Aspiration, der lebhaftesten vertikalen Strömungen auch die des größten Planktonreichtums sein werden, mögen diese Auftriebströmungen wo und wie immer entstehen, an der Küste (z. B. Algier) oder auf der Hochsee. Interessant ist die von Schütt betonte Tatsache, daß jedesmal an der Grenze zweier entgegengesetzt fließenden Strömungen im Tropengebiet lokale Planktonmaxima zu beobachten sind. Doch ist zurzeit noch nicht zu entscheiden, ob diese nicht vielleicht auf rein mechanischen Ursachen beruhen, die eine Anhäufung an den bezeichneten Stellen bedingen, oder ob hier etwa eine Aspiration von Tiefenwasser erhöhte Produktivität bewirkt.

Am wertvollsten ist jedenfalls die von Nathansohn uns erst ins rechte Licht gestellte und durch seine Hypothese von der Bedeutung der Auftriebströme für die Planktonproduktion verständliche

Digitized by Google

Tatsache, daß die Tropenmeere wohl relativ (im Vergleich zu den reichen Nordmeeren) aber nicht absolut als planktonarm zu bezeichnen sind; wir haben ja früher gehört, wie sich Schütt mit der Beobachtung größerer Planktonquantitäten nördlich von Aszension abzufinden suchte.

Große Planktonproduktivität findet sich in den Polarströmen, vor allem in den antarktischen, und Nathansohn sucht dies durch die beim Schmelzen der gewaltigen Eisberge im größten Maße stattfindende Vertikalzirkulation zu erklären. Planktonreich sind ferner gewisse Stromgrenzen und Mischgebiete, sofern sich dabei infolge des Zusammentreffens der Ströme Gelegenheit zur Aspiration von Tiefenwasser findet. Als verhältnismäßig planktonreich müssen auch die tropischen Auftriebgebiete bezeichnet werden, im Gegensatze zu den subtropischen Staugebieten.

Was Nathansohn zunächst veranlaßte, an der Richtigkeit der Brandtschen Lehre zu zweifeln, war der Umstand, daß es ihm nicht gelang, im Wasser des Golfes von Neapel nitrifizierende Bakterien nachzuweisen, deren Existenz Brandt anfangs ohne weiters auf Grund der Arbeiten Vernons angenommen hatte. „Das Fehlen der nitrifizierenden Bakterien im Meere läßt die Rolle der denitrifizierenden Organismen in wesentlich verändertem Lichte erscheinen.“ Allerdings behauptete später Benecke, es sei gewiss, daß stickstoffhaltige Bakterien auch im Golf von Neapel vorkommen, und in der Tat soll es inzwischen gelungen sein, den einwandfreien Nachweis für das Vorkommen nitrifizierender Bakterien im ganzen Bereich des Golfes von Neapel zu führen; freilich waren Nitratbildner nur in nächster Nähe der Küste zu finden, Nitritbildner dagegen noch 2 km vom Lande entfernt vorhanden (P. Thomsen).

Wir werden vorläufig annehmen müssen, daß dieselben Faktoren, welche immer es nun sein mögen, die den Planktonreichtum des Meeres bedingen, auch die Planktonproduktion im Süßwasser bestimmen. Leider wurde bei dem Ausbau der bisherigen Hypothesen allzu einseitig das Haliplankton berücksichtigt; nur Brandt kommt gelegentlich auch auf die Verhältnisse im Süßwasser zu sprechen. Gerade Nathansohn hätte aus der Limnoplanktologie wertvolles Beweismaterial für seine Anschauungen sammeln können; wir haben früher erfahren, wie sehr der Verlauf der Jahreskurve unter dem Einfluß der thermischen Wasserzirkulation steht. Zudem tritt im Süßwasser der störende Einfluß horizontaler Strömungen in den Hintergrund, auf den Nathansohn in seiner jüngsten Publikation „Über die allgemeinen Produktionsbedingungen im Meere“ aufmerksam macht.

Digitized by Google

Bei den Fragen nach den allgemeinen Produktionsbedingungen des Hali- wie des Limnoplanktons haben wir sowohl auf die temporale wie auf die lokale Variation der Planktonproduktion zu achten, der wohl ähnliche Ursachen zugrunde liegen.

Nun scheint aus den von Knauthe und Brandt zitierten Angaben von Hübner und Steuer die Annahme nicht ganz unwahrscheinlich, daß auch in Seen und Flüssen die Produktivität „ganz beträchtlich nach Norden zu ansteigt" — das gilt nicht nur von der Menge der Urnahrung, des Planktons, sondern auch vom Fischbestand.

Hübner macht darauf aufmerksam, daß speziell Schweden, Norwegen, Schottland, besonders aber Nordrußland, Sibirien, Kanada, Labrador (großer Fischfluß) noch reichlich Lachs und andere gute Fische beherbergen. „In Deutschland weist speziell Masuren ausgezeichnete Bestände auf (vgl auch Finland), wogegen die Fische nach Süden und Westen immer spärlicher werden, z. B. Steinhudermeer, Dümmersee, Weser, Ems, die französischen, spanischen und italienischen Flüsse u. a. m."

Dem Knautheschen Werke entnehmen wir diesbezüglich folgende Angaben: Es liefern im Durchschnitt pro Jahr und Hektar:

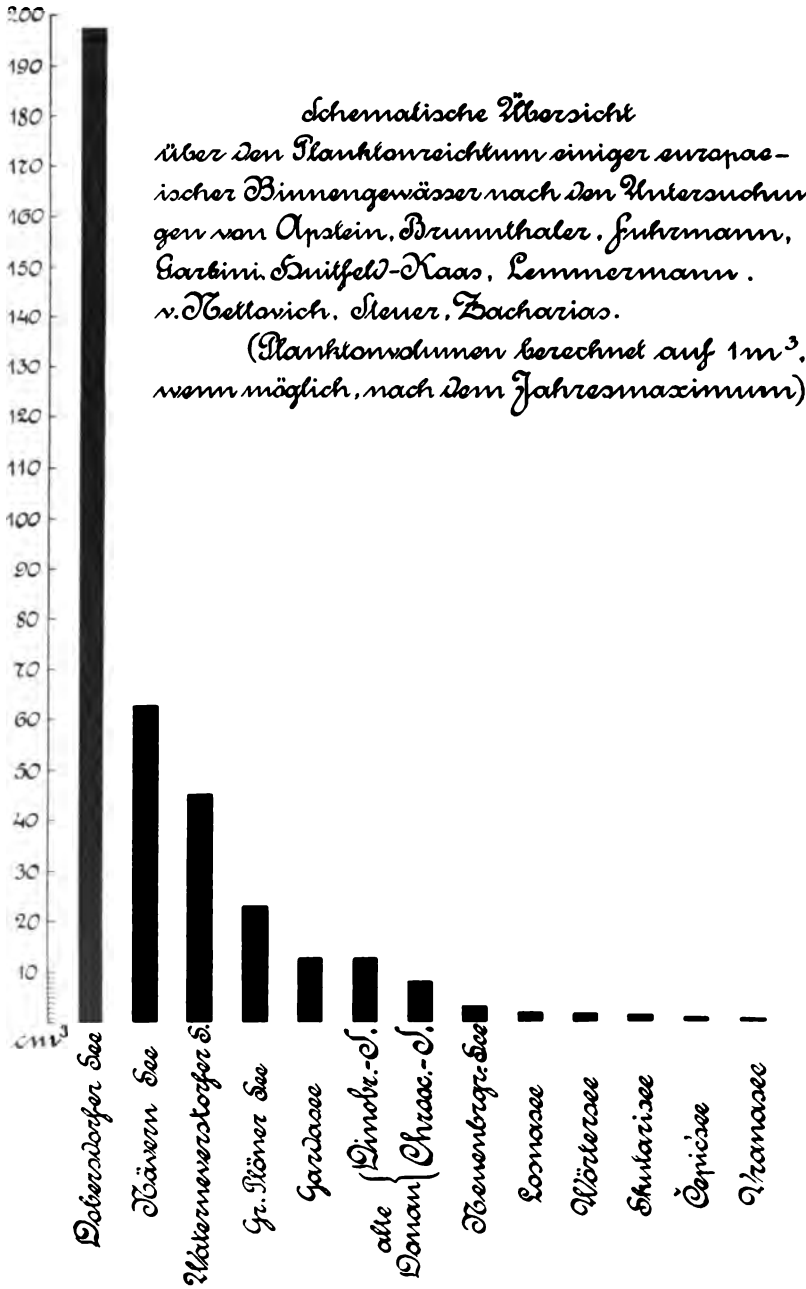
Labrador (großer Fischfluß)	50—60 kg
Nordchinesische Flüsse	50—60 „
Kanadische Pazifikflüsse	50 „
Masurische Seen	50 „
Sibirische Flüsse	30—50 „
Ganges	20—30 „
Orinokko	20 „
Müggelsee	15—16 „
Amazonas	10—15 „
Balatonsee	10—15 „
Dümmersee	12 „
Steinhudermeer	10 „
Weichsel (bei Drahomischl)	6 „

Interessant sind im Anschlusse hieran folgende Zahlen für die Produktivität des landwirtschaftlich genutzten Landes. Es bringt nach Knauthe der qm Land an organischer Substanz im Durchschnitt:

Nordsibirien	Getreide	520 gramm
Kanada	Weide	430 „
	Getreide	650 „
Deutschland	Weide	350 „
	Rüben	650 „
Indien	Getreide	1100 „
	Zuckerrohr	2800 „

Was nun speziell das Plankton anlangt, so soll die graphische Darstellung (Fig. 322) eine Vorstellung geben vor allem von der

Digitized by Google



Schematische Übersicht über den Planktonreichtum einiger europäischer Binnengewässer nach den Untersuchungen von Apstein, Brunnthaler, Fuhrmann, Garbini, Huitfeld-Kaas, Lemmermann, v. Mehlovich, Steuer, Zacharias.

(Planktonvolumen berechnet auf 1 m³, wenn möglich, nach dem Jahresmaximum).

Fig. 322.

Digitized by Google

geringen Planktonproduktivität südlicher Seen. Trotz des in dieser Frage heute noch unzureichenden Tatsachenmateriales läßt sich doch kaum bestreiten, daß die norddeutschen und zum Teil auch die norwegischen Seen im allgemeinen weitaus planktonreicher sind als die Alpenseen, die Seen von Istrien und den Balkanländern. Auffallend hoch ist der Planktonertrag des Nyassasee: nach Schmidle zirka 4900 ccm (gegen 3977 des Dobersdorfersees, 1006 des Zürichsees, 126 des Genfer-, 14 des Bodensees).

Bei den im Verhältnis zum Meere ungleich wechselvolleren physikalisch-chemischen Verhältnissen der Seen (Höhenlage, geologischer Bau der Seebecken usw.) stellen sich allerdings solchen Vergleichen große Schwierigkeiten entgegen. Wer den Standpunkt der Brandtschen Lehre einnimmt, wird anzunehmen geneigt sein, daß auch die Produktion des Süßwasserplanktons vom Gesetz des Minimums beherrscht wird. Die Überlegenheit gelöster agiler organischer Masse und Aschenbestandteile vor den nicht gelösten zeigt ein Vergleich der Produktionskraft einer Entenpfütze und eines Moortümpels; beide enthalten genau die gleichen Mengen von organischer Substanz, trotzdem produziert die erstere 5000 gr organische Massen, der letztere dagegen oft nur 20 gr pro Kubikmeter. Die in der Entenpfütze gelöste organische Substanz ist ebenso leicht zersetzlich (agil), wie diejenige des Moortümpels resistent. Betrachten wir nun, erklärt Knauthe, alle unsere Gewässer, vom magersten Heide- und Feldtümpel bis zum fettesten Dorfteich, so finden wir die größten Nährstoffmassen gerade während des Winters und zeitigen Frühjahres aufgestapelt; das sind die „Vorratsdüngungen der Natur." Dieselben zeitigen, wie die Planktonuntersuchungen ergeben haben, so lange Massenwucherung von Planktonten, bis nach dem Gesetz des Minimums der in der Minderheit vertretene, unentbehrliche und unersetzliche Nährstoff ihre Entwicklung begrenzt. Je ärmer das Gewässer, desto drohender schwebt über seinen Bewohnern das Gesetz des Minimums. Fraglich ist nur, welche der unentbehrlichen Nährstoffe wir als im Minimum vorhanden anzunehmen haben. Knauthe nennt Kohlensäure (Sauerstoff), Stickstoff, Schwefel-, Phosphorsäure, Kalk (Magnesia), Kali, Chlor und Eisenoxydsalze. Von größter Bedeutung sind jedenfalls auch im Süßwasser die Stickstoffverbindungen. Brandt konnte ja, wie schon einmal erwähnt, nachweisen, daß planktonreiche Seen viel, planktonarme wenig Salpetersäure (und salpetrige Säure) enthalten und daß sogar die Menge des Plankton und der Nitrate annähernd in demselben Verhältnisse steht. Das Verhältnis zwischen dem Salpetersäuregehalt des reichen Paßader- und Dobersdorfersees einerseits und

Digitized by Google

dem des planktonarmen Selentersees andererseits betrug pro 1 cbm 3—12 gr zu weniger als 1 gr.

* * *

Wir haben schon früher einmal auf die Schwierigkeiten hingewiesen, die uns begegnen, wenn wir uns von der wahren Produktivität eines Sees eine richtige Vorstellung bilden wollen; beim Studium des Haliplanktons finden wir uns in derselben kritischen Lage. Es kann für die Bewertung nicht gleichgültig sein, ob in einem Meere jahraus jahrein eine gewisse Planktonmenge vorhanden ist oder ob sich nur wenige Monate lang üppigstes Planktonleben entfaltet und ein großer Teil des Jahres kaum nennenswerte Beträge aufweist. So wissen wir, „daß der Reichtum der arktischen Grenzgebiete nur eine kurze Zeit des Jahres dauert. Während des langen Winters von Ende September bis Mitte Mai ist das Leben der Meeresoberfläche wie ausgestorben; die größeren Planktontiere sind nur in der Tiefe zu finden, und die Planktonfresser, die Seevögel und Wale, sind nach dem Süden gezogen."

Die Planktonflora baut sich, wie wir gehört haben, aus den im Wasser gelösten Stoffen auf, und ihre Massen stehen nach Brandts Anschauungen unter dem Gesetz des Minimums. Die Massen der Planktonfauna wieder sind, nach der herrschenden Ansicht, von der Menge der ihnen zur Verfügung stehenden Nahrung abhängig, und so mag es denn im folgenden versucht werden, diese vielfachen Beziehungen zwischen Produzenten und Konsumenten an einem markanten Beispiele aus der Polarwelt genauer zu verfolgen. Wir wählen den Karajak Fjord auf Grönland. Nach den Untersuchungen Vanhöffens erwies sich der Februar als der planktonärmste Monat. Das Verhältnis der Pflanzen und Tiere des Planktons stellte sich wie 1 : 1. Erst im März beginnt neues Leben, und hauptsächlich unter dem Einflusse des Aufblühens der *Fragilaria* verschiebt sich das Verhältnis des Zoo- zum Phytoplankton zugunsten des letzteren wie 1 : 4. Im April treten neue tierische Formen auf, im Mai Rotatorien, Wurmlarven und Acanthometren, und die Fragilarien erreichen ihr Produktionsmaximum. In diesem Monat verhalten sich die Konsumenten zu den Produzenten wie 1 : 15,000.

Im Juni geht *Fragilaria* schon zurück, *Thalassiosira* und *Chaetoceras* kommen nun in die Höhe, und der Juli zeigt sodann ein Verhältnis der Tiere zu den Pflanzen wie 1 : 30,000. Die Zunahme der Diatomeen hält auch im August noch an und bedingt eine grünliche, trübe Verfärbung des Wassers; die Zahl der Copepoden aber nimmt

Digitized by Google

im September bereits ab. In diesem Monat ist das Verhältnis der Tiere zu den Pflanzen wie 1 : 50,000, schon im Oktober aber wie 1 : 10, Ende Oktober wie 1 : 5, Anfang November wie 1 : 3, gegen Ende dieses Monats wie 1 : 1,5. Im Dezember ist der Fjord von einer zusammenhängenden Eisdecke überzogen, und im Februar endlich verhalten sich wieder die Produzenten zu den Konsumenten wie 1 : 1.

Sehr genau wurde die Jahresentwicklung der Pflanzen und Tiere in ihrer Abhängigkeit voneinander von Lohmann in der Kieler Bucht verfolgt. Dort machen im Durchschnitt aller Monatsmittel die Pflanzen 56%, die Tiere 44% des Planktons aus; die Produzenten übertreffen die Konsumenten also um 12%. Im Laufe des Jahres aber ändert sich dieses Verhältnis so, daß im Winter die Pflanzenmasse bis auf 18% sinkt, im übrigen Jahre bis auf 75% sich erhebt. Zu gewissen Zeiten überwiegen also die Konsumenten, zu anderen Zeiten die Produzenten ganz bedeutend. Im Oktober und Mai halten sich beide dem Volumen nach das Gleichgewicht. Im kältesten Monat, im Februar, ist der Anteil der Produzenten am geringsten. Es läßt sich daher nach dem Verhältnis, in dem die Massen der Pflanzen und Tiere zueinander stehen, eine Einteilung des Jahres vornehmen, indem in den Wintermonaten Dezember, Januar, Februar die Pflanzen weniger als $^1/_3$ der Gesamtmasse ausmachen, in den Monaten November und März ihr Anteil sich über $^1/_3$ erhebt, aber $^1/_2$ noch nicht erreicht und im ganzen übrigen Jahre die Pflanzen $^1/_2$—$^3/_4$ des Planktonvolumens bilden. „Die Pflanzen werden also viel stärker als die Tiere von dem jahreszeitlichen Wechsel betroffen; während der Tief-Zeit ist ihre Abnahme, während der Hoch-Zeit ihre Zunahme viel beträchtlicher."

Die hier erörterten Wechselbeziehungen zwischen Produzenten und Konsumenten geben Veranlassung, uns an dieser Stelle mit der Trophologie des Planktons näher zu befassen.

Die hervorstechendste Eigenschaft des Planktons, das willenlose Treiben im Wasser, und seine annähernd gleichmäßige Verteilung lassen vermuten, daß besonders forcierte Bewegungen, sei es zu dem Zwecke, den Verfolgern zu entfliehen, sei es, flüchtende Beute zu erreichen, unter den aktiv beweglichen Planktonten selten zu beobachten sein werden. Wohl wissen einzelne Copepoden im Fangglase sich sehr geschickt durch kräftige Bewegungen immer wieder aus dem gefährlichen Bereich der Glasröhre zu entziehen, in die man sie aufsaugen will, sehr flink sind die Bewegungen der *Corethra*larven im Süßwasser, der treffend „Pfeilwürmer" genannten Sagitten im Meere zu nennen. Doch das sind Ausnahmen, nur geeignet, die Regel

Digitized by Google

zu bestätigen. Vielfach sind Ortsveränderungen nicht nach allen Richtungen, sondern nur in der Vertikalen möglich, und auch da ist nur zumeist die Bewegung nach aufwärts aktiv. Wenn auch heute noch wenige frei bewegliche Planktonten diesbezüglich so genau untersucht wurden wie z. B. die Daphnien zuletzt von Ostwald, die Diaptomiden u. a. Copepoden von Graeter: die Zahl der Planktonten, die sich durch Flucht der Verfolgung entziehen, ist jedenfalls gering. Es war daher naheliegend, nach anderen Schutz- oder Verteidigungsmitteln zu suchen, wollte man nicht zugestehen, daß die Planktonten im kritischen Momente nach dem Muster orientalischer Fatalisten auf jeden Versuch einer Rettung Verzicht leisten.

Da wies man denn darauf hin, daß der sperrige Bau vieler Planktondiatomeen, daß all die Stacheln und Dorne, die langen Spieße und Balancierstangen doch nicht nur lediglich zur Erhöhung der Schwebefähigkeit da seien, sondern auch als Schutz vor dem Verschlungenwerden von Wert sein könnten (Schütt). Während für die Richtigkeit dieser Behauptung der exakte Beweis noch nicht erbracht worden zu sein scheint, ist der Nachweis wenigstens in einem Falle gelungen, daß eine Gallerthülle tatsächlich gegen das Gefressenwerden ein wirksamer Schutz sein könnte. Über das *Holopedium* (Fig. 12, S. 28) der Gatterschlager Teiche bei Neuhaus in Südböhmen schreiben nämlich Frič und Vávra: „Es führt dieselbe Lebensweise wie *Leptodora*, hält sich an der Oberfläche des Wassers auf und sinkt zuweilen bis zu 2 m Tiefe ... Die gallertige Hülle, die den Leib dieses Krusters einschließt, ist sehr widerstandsfähig. Die Grundproben enthielten immer leere, mit Schmutz bedeckte Hüllen, die auch beim Kochen im Wasser unverändert blieben. Daraus kann man schließen, daß diese Hüllen auch schwer verdaulich sind und deshalb vom Karpfen verschmäht werden; denn wir finden sie nie in der Nahrung des Karpfen." Im Darm eines 32 cm langen Saiblings aus dem Schwarzen See im Böhmerwald zählten die beiden böhmischen Forscher allerdings 3000 Individuen von *Holopedium*.

Aus diesen Mitteilungen sowie aus den Beobachtungen Stingelins in den Seen beim Hôtel (früher Hospiz) auf dem St. Gotthard scheint hervorzugehen, „daß karpfenartige Friedfische die Holopedien überhaupt nicht fressen, während die forellenartigen Raubfische nur von einem gewissen Alters- und Größenstadium an Holopedien aufschnappen. Es ist möglich, daß die mit der kugeligen, gallertartigen Hülle versehenen Holopedien von mindestens 2 mm Durchmesser auch von jungen Forellen verschmäht werden oder vielleicht dem Munde der ganz jungen Saiblinge und Forellen entschlüpfen, während andere

Digitized by Google

pelagische Entomostraken, wie *Cyclops strenuus* und *Daphnia longispina* usw. gefaßt werden können.

Auch die glashelle Durchsichtigkeit und Farblosigkeit vieler Planktonten werden immer wieder als Schutzeinrichtung gedeutet. Solange nicht exakte Beweise für diese Behauptung vorgebracht werden können, werden wir die Ausbildung gallertiger Gewebe lediglich als eine physiologische Folgeerscheinung des pelagischen Lebens betrachten. Was nützt z. B. den großen Heteropoden ihre Durchsichtigkeit, wenn aus der durchsichtigen Haut der dunkle Darm um so deutlicher hervortritt? Man sieht bisweilen verstümmelte Individuen im Meere treiben, denen gerade der „Nucleus" abgebissen wurde. Die tiefblaue Farbe, die bei einigen typischen Warmwasserformen auftritt (*Porpita*, *Janthina* usw.) gibt allerdings zu denken. Die grell gelben und braunen Farbentöne der *Chrysaora*, das bunte Kleid der *Cotylorhiza* sind als „Schreckfarben" gedeutet worden. Auch das Ausstoßen oft leuchtend roter Farbstoffe, wie es bei flüchtenden Planktonten beobachtet wird, ist als Abschreckmittel bezeichnet worden. Vorteilhaft ist jedenfalls eine weitgehende Autotomie, wie sie z. B. bei Coelenteraten des Planktons beobachtet wurde. Schaeppi beschreibt die Selbstverstümmelung der Siphonophoren. Hand in Hand damit geht ein sehr ausgebildetes Regenerationsvermögen.

Fig. 323.
Sapphirina gemma Dana ♀ mit *Ophioidina haeckeli Ming.* (Nach Claus.)

Daß harte Skeletteile mehr als Gerüst und Stütze für zarte, weiche Gewebsformen denn als schützender, fester Panzer wirken sollen, ist einleuchtend. Sehen wir doch bisweilen in lückenlosen Reihen, wie mit dem Übergang vom Benthosleben zum Lebensbezirk des Pelagials altererbte, feste Schalen immer dünner, gebrechlicher, durchsichtiger und kleiner werden, um schließlich ganz in Wegfall zu kommen (Mollusken).

Bei dem Mangel ausreichenden Rüstzeuges haben hier und da die kleinen bei den großen, die schwächeren bei den stärkeren Planktonten Schutz gesucht und gefunden. Wir haben schon a. a. O. von den *Sapphirina*-Weibchen berichtet (Fig. 323), die mit ihrer Brut in den Glaspalästen der Salpen ihren Wohnsitz aufgeschlagen haben.

Weniger rücksichtsvoll als diese Copepoden gehen manche der

Digitized by Google

planktonischen Amphipoden mit ihren Mietsherren um (Fig. 324). Von den Hyperinen ist es bekannt, daß sie sich an glashellen, planktonischen Seetieren, namentlich Quallen, aufhalten. Die weiblichen Phronimiden aber fressen Pyrosomen und Diphyiden aus, um dann in den übrig bleibenden Tönnchen mit ihrer Brut Wohnung zu nehmen.

Es fragt sich, ob wir das Nahrungsbedürfnis der Tiere oder das Bestreben, ein Unterkommen zu finden, als das primäre Motiv ansehen sollen. Über die Einmieter der Quallen, speziell der Pelagien, scheint Claus genauere Beobachtungen gemacht zu haben. Darnach begnügen sich die Hyperinen keineswegs damit, unter der Scheibe oder im Magen Schutz und ein Asyl zur selbständigen Ernährung zu haben; „sie leben von dem Quallenleib, fressen ihm die Geschlechtsorgane, den Mundstiel, die Arme weg und treiben unter dem Obdache der zerstörten Meduse, bewegt von dürftigen Kontraktionen der erhaltenen Muskelteile ihres Wirtes, im Meere herum."

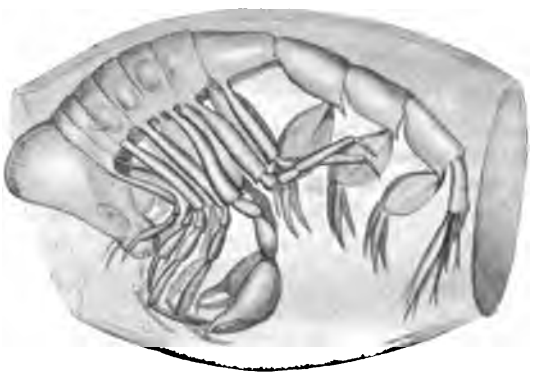


Fig. 324. *Phronima* im Tönnchen. (Originalzeichnung von L. Müller-Mainz.)

Nach anderen Autoren scheinen aber die Hyperinen „nichts weniger als speziell oder auch nur vorwiegend in ihrer Ernährung auf die Medusen angewiesen zu sein und selbst im Falle der Einnistung sie nur gelegentlich zu zerstören, jedenfalls aber nicht, bevor ihre zahlreiche Nachkommenschaft, mit welcher sie, wie es scheint, ganz allgemein in den Medusen angetroffen werden, zu einer selbständigen Existenz herangereift ist." (Ortmann.) Auch die im Innern von Salpen lebenden Hyperinen verfahren mit diesen keineswegs immer so kategorisch, wie dies von der sie gierig verzehrenden *Phronima sedentaria* feststeht. Das Vorkommen der *Vibilia* ist sogar strikte an das Auftreten der Proles gregaria von Salpen im Meerbusen von Marseille gebunden (Marion).

Die uns schon bekannte, lasurblaue Schnecke, *Glaucus atlanticus* (Farbentafel Fig. 3), hinwiederum kapert, ein richtiger Pirat, die stolzen Segelquallen, und wenn die Beute gründlich leergefressen ist, pflegen die kleinen Seeräuber noch das Wrack mit ihrer gesamten Brut zu befrachten (Fig. 325).

Digitized by Google

Unter den Radiolarien gibt es gewisse, zu den Phaeodariern gehörende Formen (Haeckel hat sie Dictyochiden genannt), deren Gehäuse aus zierlichen, kleinen Kieselgebilden zusammengesetzt sind; diese sind aber nicht, wie Haeckel und Hertwig glaubten, Skelettausscheidungen der Radiolarien selbst, sondern, wie schon der alte Ehrenberg richtig erkannt hatte, die Gehäuse selbständiger, kleiner Individuen, nämlich der Silicoflagellaten (Fig. 326), die nur durch Aufnahme von außen in das Calymma skelettloser Phaeodarien-Arten gelangt sein können (Borgert). „Sehr auffallend ist bei den Phaeodiniden die Sorgfalt, mit der diese Tiere unter den zahlreichen Fremdkörpern im Meere die kleinen Dictyochiden-Gehäuse als Bestandteile ihres Scheinskelettes auswählen.“ Offenbar dienen die kleinen Silicoflagellaten den Radiolarien zunächst als Nahrung. Einen ähnlichen Doppelzweck dürften bei den Aulacanthiden gewisse Planktondiatomeen erfüllen. Am Skelette von Vertretern der Gattung *Aulocleptes* konnte Immermann das Fehlen der Tangentialnadeln feststellen; nur Radialstacheln kommen vor. An Stelle der ersteren aber ist die Oberfläche des Weichkörpers übersät mit leeren Diatomeenschalen, welche hier die Rolle der Tangentialnadeln spielen.

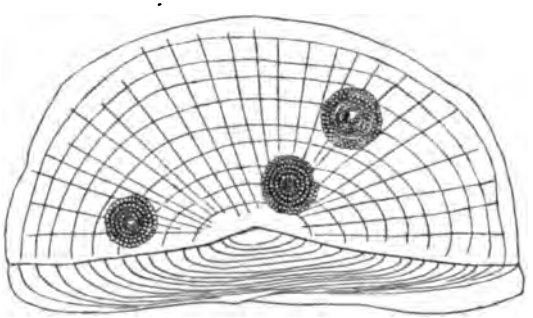


Fig. 325. Laich von *Glaucus* auf einer *Velella*. (Nach Simroth.)

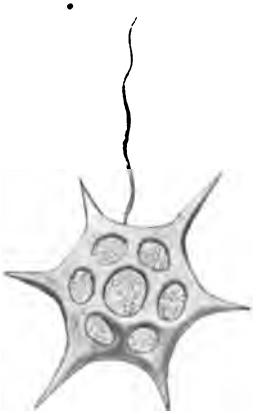


Fig. 326. *Distephanus speculum*. (Nach Borgert.)

Längere Formen solcher Schalen nun, wie z. B. solche von *Rhizosolenia*, *Thalassiosira* oder *Synedra*, und Kettenstadien kürzerer Diatomeengattungen können offenbar wegen ihrer Länge von den Pseudopodien nicht mehr in tangentialer Richtung herangezogen werden, sondern werden durch radial wirkende Zugkräfte in den Weichkörper hineingezogen und bilden so die Grundlage der den Radialstacheln der übrigen Aulacanthiden entsprechenden Skeletteile. Nun werden die Fremdkörper schichtenweise von einer sich erhärtenden Substanz

Digitized by Google

überzogen, die offenbar unter dem Einflusse der Protoplasmaströmung in den Pseudopodien an den distalen Enden der Stacheln sich in Form von Zacken und Ästen ablagert. Der Umstand, daß die tangential gelagerten Diatomeen von einer Überkleidung frei bleiben, wie auch die stets gleichbleibende Grundform der Tangentialnadeln bei den übrigen Aulacanthiden lassen darauf schließen, daß die Pseudopodien in engem Zusammenhange mit den radialen Skelettbildungen stehen. Der radial gestellte Fremdkörper bildet offenbar eine Stütze für die Pseudopodien und wirkt außerdem vielleicht wie ein Katalysator, der die Ausscheidung der vom Pseudopodium von außen aufgenommenen Kieselsäure veranlaßt (Fig. 327).

Fig. 327. Distales Ende eines Stachels von *Aulocleptes flosculus Immermann.* (Nach Immermann.)
(Unausgebildetes Stadium) mit einer Rhizosolenie als Grundlage. Spiralen und Schalenzeichnung der letzteren deutlich sichtbar.

Auf eine weitere biologische Eigentümlichkeit der Radiolarien mag hier hingewiesen werden, ich meine die schon 1851 von Huxley entdeckten „gelben Zellen" der Radiolarien. Es sind dies, wie wir heute wissen, symbiotisch lebende, wahrscheinlich zu den Chrysomonadinen gehörende Algen, die sogenannten Zooxanthellen, die überdies auch in anderen Planktonten (Foraminiferen, Fig. 351, S. 628, *Leptodiscus*, Medusen, Ctenophoren usw.) nachgewiesen werden konnten.

In den lebenden Planktonten sind Algen, die sich den eigentümlichen Bedingungen überhaupt anzupassen vermögen, vortrefflich geschützt. Außerdem finden sie in den Wirtstieren alles, was sie zur Assimilation nötig haben: Licht sowohl wie Wasser und Kohlensäure. Das hindert aber nicht, daß die Zoochlorellen auch im freien Wasser zu leben vermögen; sie sind dann durch zwei vorwachsende Geißeln auch selbständiger Bewegung fähig. Ungleich schwieriger ist die Frage zu beantworten, ob auch die Tiere Vorteil davon haben, daß sie Algen in ihren Geweben beherbergen. Brandt war es aufgefallen, daß alte Kolonien von *Collozoum* und *Sphaerozoum* niemals größere tierische oder pflanzliche Fremdkörper enthielten, von denen

Digitized by Google

sie sich nach Art der Tiere ernähren könnten, wohl aber zahlreiche gelbe Zellen, und es erschien daher die Annahme berechtigt, daß die Algen durch Lieferung von Stärke zur Ernährung ihrer Wirtstiere beitragen. Auch Pütter hält es für sicher, „daß ein Teil der Nahrung der Sphaerozoen durch die Assimilationstätigkeit ihrer kommensalen Algen gedeckt wird", glaubt aber ihren ernährungsphysiologischen Wert nicht zu hoch veranschlagen zu dürfen.

Nur auf ein Schutz- und Trutzbündnis mag hier im Zusammenhange nochmals hingewiesen werden, wohl das reizvollste von allen: das eigenartige Zusammenleben von Quallen und Jungfischen. Es ist mehrfach beobachtet worden, daß Medusen auf Fische Jagd machen. Keller sah eine lebende Meduse, „welche ihren Magen über die vordere Hälfte eines Fisches gestülpt hatte, während die andere noch aus dem Munde herausragte." Aber ebenso zweifellos ist es, daß andere Fische gar nicht belästigt werden, sondern unter dem Schirm und zwischen den Armen Schutz suchen und auch finden. Mit den adriatischen Rhizostomen fand ich gewöhnlich Jungfische von *Stromateus, Caranx, Atherina* und *Gadus* vergesellschaftet. In der Nordsee werden unter dem Schirm von *Cyanea* gewöhnlich Jungfische von Kabeljau, Schellfisch und Wittling angetroffen. Dieses eigenartige Zusammenleben ist ein so enges, daß dort, wo keine Quallen sind, auch fast niemals junge Fische der genannten Art gefangen werden (Heincke). Daß die Fischchen unter dem Schutze der nesselnden Fangfäden der Qualle wohl geborgen sind, leuchtet ein.[1]) Über die Art des Gegendienstes, den sie ihrer schönen Beschützerin erweisen, war man aber lange Zeit im ungewissen. Vielleicht hat Semon das Rätsel durch eine Beobachtung in der Bai von Ambon gelöst, über die er folgendes mitteilt: „Einmal versuchte ich eine prachtvolle Wurzelmundqualle oder Rhizostomide herauszuschöpfen, war aber sehr erstaunt zu sehen, daß das Tier immer in höchst zweckmäßiger und vorbedachter Weise von dem Gefäß wegschwamm, in welches ich es hineinzustrudeln suchte. . . . Endlich gelang es mir, das Tier zu fangen und herauszuschöpfen, und nun sah ich, was sein eigentümliches Verhalten veranlaßt hatte. Innerhalb des gewölbten Schirmes der Meduse schwamm ein mittelgroßes, 12 cm langes Fischchen umher und suchte, als ich es nebst seiner Meduse in einen Eimer gesetzt hatte, die Gefährtin unablässig durch Stöße gegen die Innenseite des Schirmes in einer gewissen Richtung fortzutreiben."

1) Nach Eisigs Beobachtung sind allerdings die Jungfische keine so harmlosen Einmieter und fressen die Quallen. In manchen Fällen dürfte aber doch ein „friedliches Kommensalenverhältnis" bestehen (Lunel).

Digitized by Google

In vielen Fällen ist uns die Bedeutung des Zusammenlebens zweier Planktonten noch vollkommen unbekannt, und es scheint, als würde wie in der menschlichen Gesellschaft so auch in der Planktongemeinde durch eine stattliche Reihe „problematischer Existenzen" der Übergang vom idealsten Genossenschaftsleben zum krassesten Schmarotzertum gegeben sein. Wir haben da zunächst an die zahllosen Epiphyten zu denken, die auf Zoo- wie Phytoplanktonten anzutreffen sind, kurz an alle jene Organismen, die wir früher als passiv planktonisch oder epiplanktonisch bezeichnet hatten.

Nach Karsten ist es aber ein hervorstechendes Merkmal des marinen Phytoplanktons, daß es von einer bei Landpflanzen häufigen und mannigfaltigen Gefahr fast ganz frei ist, „der Gefahr, Parasiten zum Opfer zu fallen". Karsten fand nur einmal im Material der

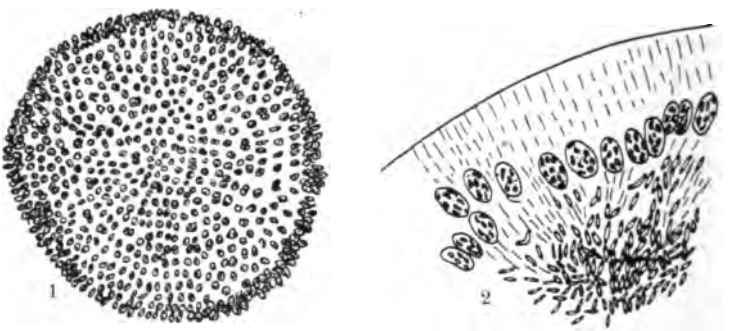


Fig. 328. *Gomphosphaeria naegeliana (Ung.) Lemmermann vom Loch Earn.* (Nach Bachmann.)
1 Habitusbild; 2 Gallerthof und Bakterien als Einmieter.

Valdivia-Expedition die Zellen von *Rhizosolenia alata* von einer Chytridiacee (*Entophlyctis rhizosoleniae*) befallen.

Ich vermute, daß Limnoplanktonten parasitenreicher sind als Haliplanktonten und von diesen wieder die neritischen Formen häufiger als die Hochseeformen von Parasiten heimgesucht werden. Auch von pelagischen Fischen (Sardinen) wird angegeben, daß die Schwärme an der Küste häufiger von Schmarotzern geplagt werden als die Schwärme der Hochsee.

Von den zahlreichen, verschiedenen Arten angehörenden Bakterien, die als konstante Einmieter der *Anabaena* und *Gomphosphaeria* beobachtet wurden, vermutet Bachmann, daß sie echte Symbionten der genannten Algen darstellen, „welche mit der Stickstoffassimilation in näherer Beziehung stehen" (Fig. 328).

Man würde meinen, daß es für Epiplanktonten ziemlich belanglos ist, welchen Planktonten sie als Träger benützen. Da dies in vielen

Digitized by Google

Fällen aber nicht der Fall ist, werden wir auf gewisse, noch unbekannte Beziehungen zwischen Epiplanktont und Träger schließen müssen. Unter den marinen Planktonkrustern scheinen epiphytische Diatomeen *Corycaeus*-Arten als Tragtiere zu bevorzugen (Fig. 329), im Süßwasser *Bicosoeca oculata* und *Diplosiga frequentissima* auf *Fragilaria crotonensis* bzw. *Asterionella* angewiesen zu sein.

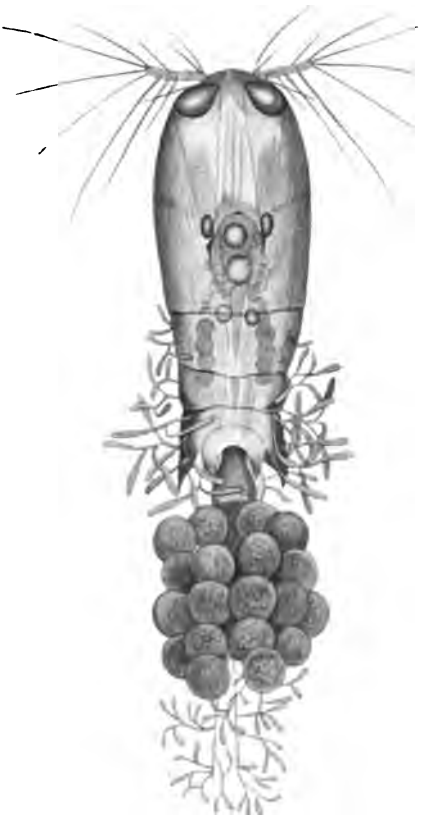


Fig. 329. *Corycaeus elongatus Claus* ♀ mit Diatomeen. (Nach Giesbrecht.)

Ein Rotator, *Diurella tigris*, legt nach Apstein seine Eier stets an *Melosira* an, mit denen sie dann flottieren.

Eine Schizophycee, *Richelia intracellularis* (Fig. 330), wurde bisher endophytisch im Innern der Zellen von *Rhizosolenia* und in den Fensterlücken von *Chaetoceras contortum*, während der Valdivia-Expedition aber auch freilebend gefunden. Nach Karsten ist das Verhältnis von *Richelia* und *Rhizosolenia* nicht als Parasitismus sondern als Symbiose aufzufassen.

Eine epiphytische Chytridiacee befiel im Zürichsee ausschließlich die

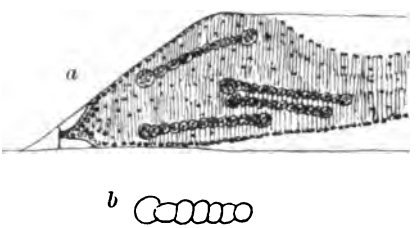


Fig. 330. *Richelia intracellularis Schmidt.* (Nach Schmidt aus Wille.) *a* In einer *Rhizosolenia*; *b* isolierter Faden.

var. subprolongata von *Fragilaria crotonensis*, während die andere *var. curta* total verschont blieb.

Andererseits fand ich die als „*Halcampa*“ beschriebenen Actinienlarven an den verschiedensten adriatischen Hydromedusen festgeheftet.

Es ist nicht unsere Aufgabe, eine Parasitologie des gesamten Planktons zu geben; wir wollen hier nur mit dem Hinweis auf einige

Digitized by Google

Beispiele betonen, welch ergiebiges Feld da noch zu bearbeiten wäre. Namentlich über die Art, wie die Infektion des Wirtes stattfindet, sind unsere Kenntnisse noch recht lückenhaft.

Von Sporozoen dürften bis jetzt an die 50 Arten als Parasiten verschiedener Planktonten namhaft gemacht sein (Flagellaten,

Fig. 331. *Synchaeta pectinata Ehrenbg.* mit parasitischen Schläuchen von *Ascosporidium blochmanni Zacharias.* (Nach Zacharias.)

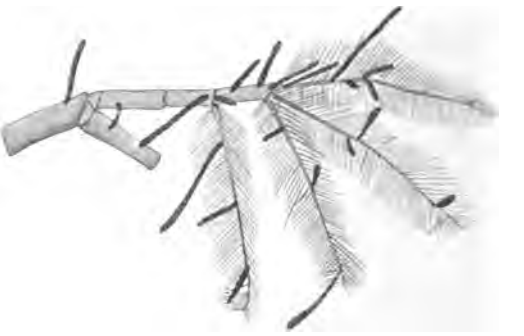


Fig. 332. Rechte Antenne von *Daphnia pulex Geer* mit *Amoebidium*-Schläuchen. (Nach Voigt aus Zacharias)

Rotatorien [*Plistophora, Ascosporidium* Fig. 331], Cladoceren [*Plistophora, Amoebidum* Fig. 332, *Coelosporidium, Botellus*], Copepoden [*Plistophora, Amoebidium, Ophioidina* Fig. 323], Phronimiden [*Callyntroch-*

Fig. 333. *Trypanophis grobbeni (Poche).* (Nach Keyßelitz.)

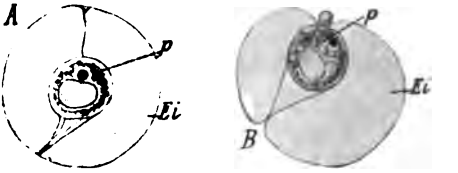


Fig. 334. Copepodenei von einem *Gymnodinium parasiticum Dogiel* befallen. (Nach Dogiel.)

A Ei Eihülle, unten die Suspensionsvorrichtung für das Ei *(p)*; in diesem ein roter Fetttropfen (tief schwarz gezeichnet), darunter eine geräumige Höhlung; diese, sowie der kompliziert gebaute „stäbchenförmige Apparat" (auf der Figur durch eine vom Ei *(p)* durch die Eihülle *(Ei)* nach aufwärts steigende Linie ausgedrückt) finden sich nur bei infizierten Eiern. *B* Durch Kontraktion des „stäbchenförmigen Apparates" wird das Ei *(p)* an die äußere Eihülle gepreßt, und die Cyste des *Gymnodinium* tritt als kugelrundes Plasmaklümpchen nach außen.

lamys, Gregarina], Mollusken und Salpen [*Gregarina*]). Die meisten von ihnen sind aber noch unzureichend bekannt (Labbé). Dasselbe gilt von den parasitischen Flagellaten; ich erwähne den interessanten, in Siphonophoren schmarotzenden Parasiten *Trypanophis grobbeni* (Poche

Digitized by Google

und KeyBelitz, Fig. 333), sowie die in Copepodeneiern bzw. an Appendicularien, Salpen usw. parasitierenden Gymnodinien (Pouchet und Dogiel, Fig. 334).

Daß auch Amoeben als Planktonparasiten nicht fehlen, lehren die Angaben von Molisch, wonach *Volvox* neben einigen Rotatorien (*Hertwigia volvoxicola* Plate usw.) auch diese Protisten beherbergt (Fig. 335). *Trichodina pediculus*, der bekannte Schmarotzer der Hydra, vieler Fische, Arguliden, selbst Rädertiere, kommt in einem der

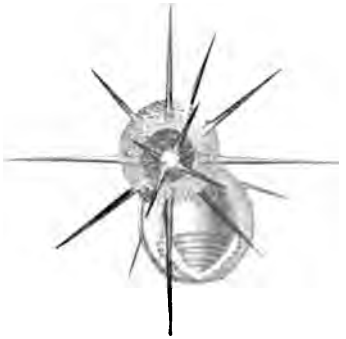


Fig. 337. *Acanthostaurus cruciatus* mit *Amoebophrya acanthometrae Köppen.* (Nach Borgert.)

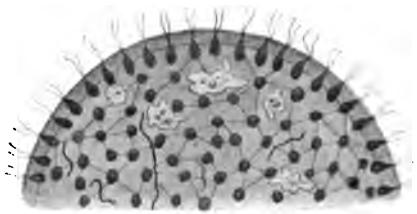


Fig. 335. *Volvox minor* Stein mit Amoeben und Fadenbakterien. (Nach Molisch.)

Fig. 336. *Sticholonche zanclea R. Hertwig* mit *Amoebophrya sticholonchae Köppen.* (N. Borgert.)

Fig. 338. *Lohmannella catenata Neresheimer* in einer *Fritillaria pellucida Busch.* (Nach Neresheimer.)

Stuhmer Seen als regelmäßiges Glied des Seenplanktons vor (Seligo).

Zu den „Mesozoen" stellte man die eigenartigen Parasiten (Fig. 336—338) aus *Sticholonche, Noctiluca* und *Acanthometra*, die *Amoebo-*

Digitized by Google

phrya sticholonchae bzw. *acanthometrae* sowie *Lohmanella catenata*, welche in *Fritillarien* eine „castration parasitaire" bedingt (Noresheimer).

Zweifellos zu den Metazoen zu stellen (eine Medusengastrula?) ist *Pemmatodiscus socialis* Monticelli aus *Rhizostoma pulmo* (Fig. 339—340). Nachdem durch Krumbach der mysteriöse *Trichoplax* als umgewandelte Planula einer Hydromeduse (*Eleutheria krohni*) erkannt worden war, ist anzunehmen, daß auch der *Treptoplax* von Neapel in den Entwicklungskreis einer Hydromeduse (*Eleutheria claparèdei*) gehört. Hier mag auch an jene Trachymedusen erinnert werden, bei denen es sekundär zur Ausbildung einer Metagenese kommt, wie z. B. bei *Cunina parasita*, deren Medusen durch Knospung aus einer parasitisch in anderen Hydromedusen (Geryoniden) lebenden Larve, die zu einem Stolo auswächst, hervorgehen (Fig. 341).

Fig. 339. *Pemmatodiscus socialis Monticelli.* (Nach Monticelli.)

Fig. 340. *Rhizostoma pulmo*, von *Pemmatodiscus* befallen. (Nach Monticelli.)

Unter den Würmern schmarotzen die pelagischen Alciopiden in ihrer Jugend in Ctenophoren und wachsen in ihren Wirten bisweilen bis zu bedeutender Größe heran.

Als Beispiel eines Parasiten, der in der Jugend planktonisch lebt, führe ich jene interessanten Cirripedien-Larven

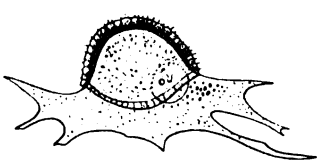


Fig. 341. Die kappenförmige Larve von *Cunina parasitica*, bestehend aus bewimpertem Ektoderm, mit darunterliegender Entodermschicht; sitzt der Phorocyte auf. (Nach Woltereck.)

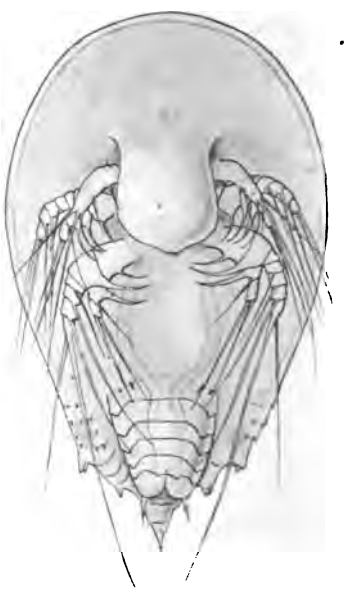


Fig. 342. *Proteolepas hanseni Steuer.* (Nach Steuer.) Nauplius, von der Bauchseite gesehen.

Digitized by Google

an (*Proteolepas* Fig. 342), von denen Hansen wahrscheinlich gemacht hat, daß sie den im Alter in Lepadiden lebenden apoden Cirripedien angehören. Ein häufiger Ektoparasit mariner Copepoden ist der schon erwähnte *Micronisco* (*Cryptoniscus*, Fig. 343).

Endlich werden in Calaniden und Hyperinen bisweilen Nematoden gefunden. Seltener sind Embryonen von Echinorhynchen in Phronimiden angetroffen worden. *Cercocystis*-Arten (Cestoden) aus Süßwasser-Copepoden beschrieb Daday. Daß Eingeweidewürmer bisweilen auch frei im Wasser angetroffen werden können,

Fig. 343. *Micronisco sp.* (Nach Lo Bianco.)

Fig. 344. Im Plankton gefundener Scolex einer *Phyllobothriumspecies*. (Nach Claparède)

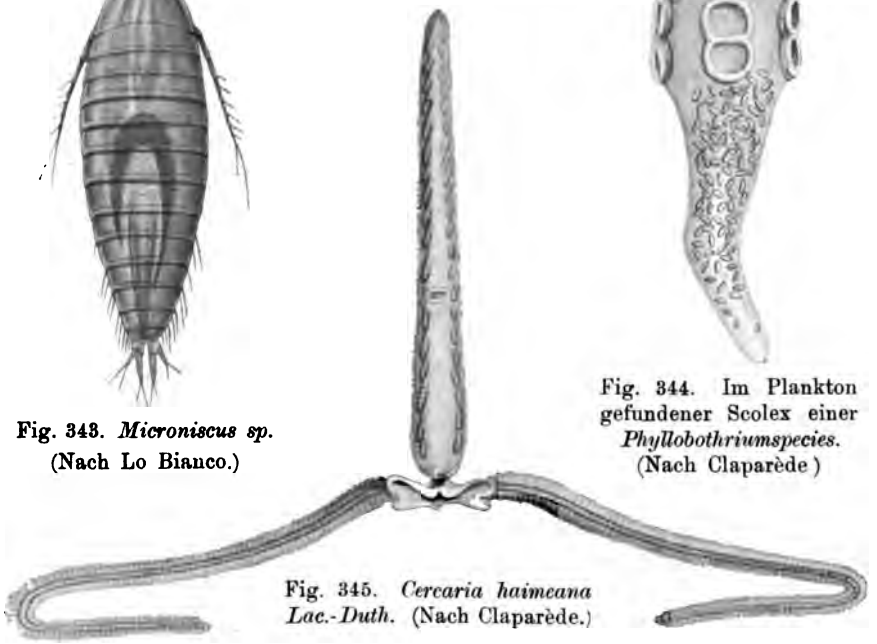


Fig. 345. *Cercaria haimeana Lac.-Duth.* (Nach Claparède.)

beweist der Fund eines freischwimmenden Scolex im Meere, von dem Claparède berichtet (Fig. 344).

Unter den Trematoden finden sich die doppeltgeschwänzten *Bucephalus*-Formen im Plankton (Fig. 345). Claparède fand solche Cercarien an den Küsten der Normandie „mehrmals an der Unterseite des Schirmes von Sarsien und Oceanien festgesogen." Auch erwachsene Trematoden fand man schon freischwimmend. Jourdan berichtet, daß er das aus dem Magen von *Scomber pelamys* und *Thynnus vulgaris* bekannte *Distomum clavatum* freischwimmend in der Sargassosee beobachtet habe. Ferner wurden noch Distomen als Parasiten

Digitized by Google

aus Siphonophoren, Acalephen und Ctenophoren beschrieben. Verhältnismäßig häufig werden in den Nordmeeren (Pratt), aber auch im Mittelmeer und in der Adria kleine Distomen angetroffen, die wir schon früher als „Apoblemen" kennen lernten. Es sind das wohl Jugendformen der appendiculaten Distomengattungen *Hemiurus* und *Aphanurus* (Loos), die gewöhnlich in Copepoden (Fig. 346) oder Sagitten schmarotzen, aber auch an Noctilucen beobachtet wurden (Pouchet). Die erwachsenen Formen sind im Darm der Clupeiden zu finden, wohin sie offenbar mit der Planktonnahrung der Fische gelangen. Im Triester Golfe sind, wie schon früher gezeigt wurde, die erwähnten jungen Distomen in Sagitten zu gewissen Zeiten nicht selten, und ich fand die älteren Stadien häufig in Sardinen, die, wie die Untersuchung des Darminhaltes ergab, fast ausschließlich Sagitten gefressen hatten.

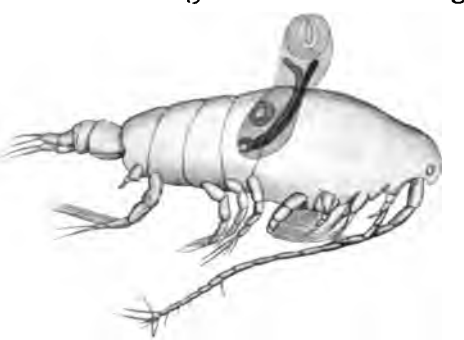


Fig. 346. *Apoblema* verläßt einen Copepoden. (Nach Pratt.)

Bevor wir darangehen, die im Detail oft recht komplizierte „Magenfrage" der Planktonten in großen Zügen zu behandeln, muß auf die Schwierigkeit derartiger Untersuchungen hingewiesen werden sowie auf die Notwendigkeit, auch solche Untersuchungen mit jener Sorgfalt vorzunehmen, die sie verdienen. Wir müssen bedenken, daß verschiedenes Futter verschieden rasch verdaut wird und gewöhnlich nur solche Organismen in halb verdautem Zustande festgestellt werden können, die irgendwelche widerstandsfähigen Gebilde (Schalen, Haken, Borsten) besitzen. Es kann bisweilen vorkommen, daß wir nach solchen Resten die Nahrung des zu untersuchenden Planktonten falsch beurteilen, da solche Hartteile als Futter eines größeren, bereits vollständig verdauten Planktonten aufgenommen worden sein konnten.

Endlich muß auf die auffallende Tatsache aufmerksam gemacht werden, daß in nicht wenigen, selbst voluminösen Planktonten, gewöhnlich keine Nahrungsreste oder nur Spuren davon zu finden sind. Diese Tatsache stützt die Annahme Pütters, daß viele Planktonten überhaupt auf organische, geformte Nahrung gar nicht angewiesen sind, vielmehr nach Art der Endoparasiten im Wasser wie in einer Nährlösung leben und ähnlich wie die fleischfressenden Pflanzen geformte Nahrung nur gelegentlich aufnehmen.

Digitized by Google

Der Darmkanal der Zooplanktonten ist vielfach verglichen mit dem nahe verwandter Benthosformen kurz, so bei den planktonischen Cladoceren, während sich bei den limicolen Linceiden der Darm in Schlingen legt. Es hat den Anschein, als würden die Planktonten alle schwereren Organe zu reduzieren oder an eine Körperstelle zusammenzudrängen trachten (Joubin).

Die geringe, verdauende Oberfläche des geradegestreckten Darmes sowie die verhältnismäßig geringe Menge verwertbarer Stoffe, welche die sperrigen, beschalten und gepanzerten Phytoplanktonten[1]) (Diatomeen und Peridineen) zu liefern vermögen, scheinen bei einigen Zooplanktonten eine ununterbrochene Nahrungsaufnahme zu bedingen, während andere Formen gewiß lange zu hungern vermögen, bei jeder sich darbietenden Gelegenheit aber auch imstande sind, nach Riesenschlangenart verhältnismäßig recht unförmige Beute zu verschlingen. Ich sah kleine Hydroidmedusen und Cydippen so große Sagitten verschlingen, daß die Beute im Magenschlauch gar nicht Platz hatte und teilweise noch aus der Mundöffnung vorragte, ich sah Sagitten, die einen noch unverdauten Artgenossen im Darm enthielten und einen zweiten bereits mit den Kiefern erfaßt hatten. Ein verhältnismäßig großer Bissen ist auch der abgebildete Krebs, der von einer Sagitta eben verschlungen wird (Fig. 347). Und die Scopelidenlarve, die einen Ostracoden (*Conchoecia spinirostris*) verzehrt hat (Fig. 348), erinnert schon an die gefräßigen Tiefseefische, die bisweilen Fische bewältigen, welche ihre eigene Körpergröße übertreffen und in dem bruchsackartig erweiterten, dehnbaren Magen ihre Beute mitschleppen müssen, bis sie verdaut ist.

Fig. 347. Vorderkörper einer *Sagitta lyra Krohn*, im Moment, da sie einen Amphipoden, *Euprimno macropus Guér.*, verschlingt. (Nach Lo Bianco.)

Unverhältnismäßig erweiterungsfähig ist die Mundöffnung der *Aequorea*, während den *Rhizostomen* eine Mundöffnung fehlt und nur kleine Nahrungspartikel durch ein feines Kanalsystem der Mundarme in den Magendarm gelangen können. Nach Hamann vollzieht sich

1) Über die Bedeutung der im zentrifugierten Plankton entdeckten Mikroflora für die Ernährung der Mesoplanktozoen siehe später S. 629 und 631.

Digitized by Google

daher die Nahrungsaufnahme derart, daß, sobald ein kleiner Fisch oder Krebs in die Nähe einer weit geöffneten Trichterkrause kommt, die Beute sofort mit Hilfe der den Rand garnierenden „Digitellen" ergriffen und hineingezogen wird. Bereits innerhalb der Trichterkrause wird die Beute durch die Entodermbekleidung verdaut und der Nahrungsbrei sodann durch die Kanäle dem Innern des Tieres zugeführt. Die Ernährung der Wurzelquallen ist also insofern verschieden von derjenigen anderer Medusen, als sich die Verdauung nicht erst im Magen, sondern schon in den Trichterkrausen vollzieht.

Manche Planktonten besitzen kunstvolle Seihapparate oder andere Einrichtungen, mit deren Hilfe eine mechanische Auslese der Nahrung wenigstens nach der Größe stattfindet. Den wunderbar feinen Filtrierapparat der Appendicularienengehäuse haben wir schon früher kennen gelernt (s. S. 158 und 224). Auch die Zähne an der Radula der Janthinen sollen nach Simroth wie ein Seihapparat für Mikroplankton wirken. In zweckmäßigster Ausbildung finden wir einen solchen bei den planktonfressenden Fischen des Pelagials vor. An *Lophius piscatorius* konnte ich die Beobachtung machen, daß zwar die Kiemenbögen der erwachsenen, am Grunde lebenden Fische vollkommen glatt sind, die der planktonischen Jungfische aber kleine, ziemlich unregelmäßig in zwei Reihen angeordnete Papillen tragen. Vielleicht ist auch das Geschmacksvermögen bisweilen bei Jungfischen besser ausgebildet als bei erwachsenen. Die Geschmacksorgane am Gaumenpolster nämlich „treten bei jungen Fischen, deren Kauplatte noch nicht verhornt ist, zahlreich auf, nehmen mit dem Verhornungsprozeß allmählich an Zahl ab und finden sich dann bei erwachsenen Exemplaren sehr selten vor und dann oft derart, daß sie mitten in die Basalschicht als rudimentäre Gebilde eingelagert sind" (Hämpel).

Fig. 348. Scopelidenlarve mit einem gefressenen Ostrakoden *(Conchoecia spinirostris Claus)* im Enddarm. (Nach Lo Bianco.)

Im allgemeinen werden wir aber die Planktonten bezüglich der Art der Nahrung nicht sonderlich wählerisch nennen können. „Wer mit der Mahlzeit auf Zufall angewiesen ist, darf sich keinen Bissen

Digitized by Google

entgehen lassen" sagt Simroth über die Ernährung der Janthinen, und damit hat es gewiß auch bei vielen anderen Planktonten seine Richtigkeit. Wenn wir hier und da den Darm eines Planktonten mit einer und derselben Beute in vielen Stücken angefüllt finden, wird gewöhnlich die leichte Art der Erlangung und nicht etwa eine sorgfältige Auswahl der Grund dafür sein. Vielfach wird durch heftig schlagende Cilien und Extremitäten vor der Mundöffnung eine konstante Wasserströmung erzeugt, die die Nahrung herbeistrudelt (Protisten, Rotatorien, Crustaceen). Zangen (Amphipoden) oder nach Art der Schnappmesser sich schließende, an der Scheide noch dazu bedornte Fangfüße (Squilla-Larven (s. Fig. 131 S. 210) dienen zum Ergreifen und Festhalten der Beute. An den langen Pseudopodien der Globigerinen, Heliozoen und Radiolarien sowie an den Fangfäden der Quallen bleibt wie an Leimspindeln hangen, was ihnen zu nahe gekommen. Die langen, kontraktilen Fangfäden vieler Ctenophoren weisen noch besondere Klebzellen auf, deren Basis in einen kontraktilen Spiralfaden ausläuft, während das freie, konvex vorspringende Ende durch seine klebrige Beschaffenheit an Gegenständen der Berührung haftet. Ebenso bleiben nach Chun die Beutetiere an den langen, dehnbaren Angelfäden (*ft*) der Nesselknöpfe von Siphonophoren hängen (Fig. 349).

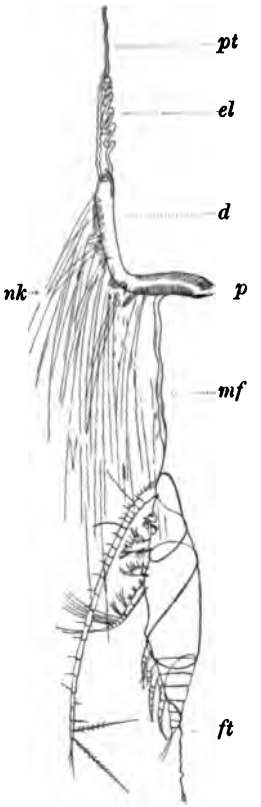


Fig. 349. Jugendlicher *Eucalanus* in den Endfaden des Nesselknopfes einer Siphonophore *(Stephanophyes superba Chun)* verwickelt. (Nach Chun.) *pt* Stiel des Seitenfadens; *el* das elastische Band, vom Nesselknopf losgelöst, hängt nur noch mit dessen Distalende *(d)* zusammen; der Proximalteil *(p)* ist aufgeklappt. Durch Fluchtbewegungen des im Endfaden *(ft)* verwickelten Copepoden ist auch die gefensterte Membran *(mf)* von den Kapseln der Batterie abgerissen; die Nesselkapseln *(nk)* werden entladen und betäuben das Tier.

Hunderte kleiner Nesselkapseln werden auf das im Endfaden verwickelte Opfer entladen. Sollten die Geschosse wirkungslos geblieben sein, so werden durch die krampfhaften Fluchtbewegungen des Opfers weitere Batterien in Aktion gesetzt; die gefensterte Membran (*mf*) reißt vom Nesselknopf ab, die offenbar in starkem Turgor befindlichen Batteriekapseln werden freigelegt, und

Digitized by Google

nach Art einer Mitrailleuse wird das Opfer mit Geschossen (*nk*) überschüttet.

An dem „Nesseln" des Meerwassers sind wohl ausschließlich mikroskopisch kleine Medusen schuld. An größeren Medusen, hauptsächlich Rhizostomen, konnte ich meist nicht den geringsten Hautreiz bei der Berührung empfinden, dagegen machte sich, sobald die genannten Medusen in größeren Mengen im Laboratorium verarbeitet wurden, alsbald eine lästige Reizung der Rachen- und Nasenschleimhaut bei allen Personen bemerkbar, die sich in dem Raum einige Zeit aufhielten. Bedenklicher ist die Nesselwirkung der Physalien, die nach Brehm bei der Berührung heftige Entzündungserscheinungen und furchtbare Schmerzen hervorrufen sollen. Portier und Richet verrieben die Filamente der Physalien und anderer Nesseltiere mit Sand und Wasser und prüften die so erhaltene Extraktionsflüssigkeit auf ihre Giftigkeit. Der Auszug aus 2 gr Nesselfäden der Physalien tötet eine Taube binnen einer Stunde; das Gift erzeugt aber auffallenderweise keine Schmerzen an der Applikationsstelle. Das Tier wird vielmehr somnolent; die Sensibilität erscheint herabgesetzt, die Temperatur erniedrigt. Häufig wird Durchfall beobachtet, und schließlich erfolgt der Tod infolge Respirationslähmung.

Fig. 350. *Pouchetia armata Dogiel.* (Nach Dogiel.) *NK* Nesselkapseln.

Der Giftstoff scheint allgemein bei Nesseltieren verbreitet zu sein und wird wegen seiner charakteristischen physiologischen Wirkung „Hypnotoxin" genannt. Bezüglich seiner chemischen Natur scheint nur so viel festgestellt zu sein, daß er nicht dialysabel ist, durch Erhitzen auf 55° zerstört wird und durch Alkohol gefällt werden kann.

Die auffallende Erscheinung, daß ein Tier, das mit den Filamenten einer Physalie in Berührung kommt, gar keine Fluchtversuche macht, vielmehr alsbald immobilisiert wird und widerstandslos ins Bereich der Digestionsorgane seines Angreifers gelangt, könnte durch die Wirkung des Hypnotoxins erklärt werden. Es muß aber wohl angenommen werden, daß daneben in den Nesselkapseln noch ein heftiges Reizgift enthalten sei, auf das die hochgradigen lokalen Entzündungserscheinungen, von denen oben die Rede war, zurückzuführen sind (Fürth).

Auffallend ist das isolierte Vorkommen von Nesselkapseln bei einigen planktonischen Protisten, so bei *Pouchetia armata* (Fig. 350);

Digitized by Google

ihr Bau ist annähernd derselbe wie bei *Polykrikos*, wo sie zum ersten Male von Bütschli beschrieben worden sind. Sie bestehen aus einem langen konischen Futteral, worin der spiralförmige Nesselfaden aufgewickelt liegt, und dem ringförmigen Hals, durch den sich die Kapsel während der Entladung umstülpt. Die aus den Kapseln hervorgeschleuderten Fäden sind sehr lang, zwei- oder dreimal länger als der Körper des Tieres.

Wollen wir nun die Wanderung der organischen Substanz von den niedersten Planktonten bis zu den höchstorganisierten Bewohnern des Pelagials verfolgen, so muß zunächst beachtet werden, daß eine scharfe Grenze zwischen Produzenten und Konsumenten, zwischen Planktonten, die ihren Körper lediglich aus ungeformten gelösten Stoffen aufbauen und solchen, die der Aufnahme geformter Nahrung bedürfen, nicht besteht. Immer mehr häufen sich die Angaben, daß vor allem die chromatophorenhaltigen Protisten auch feste Nahrung aufnehmen, wie dies z. B. kürzlich wieder von Scherffel bei *Dinobryon*- und *Hyalobryon*-Arten beobachtet wurde. Namentlich Bakterien scheinen von ihnen aufgenommen zu werden. Der Besitz von Chromatophoren schließt jedenfalls animalische Ernährung keineswegs aus. Ebenso ernährt sich *Coleps viridis*, ein chlorophyllhaltiges Infusor, von geformter Nahrung. Amberg konnte wiederholt beobachten, wie Individuen von *Coleps Uroglena*-Kolonien so oft anrannten, bis diese sich lockerten und die einzelnen Individuen von den Gallertstielen abbrachen. Diese verzehrte dann *Coleps*.

Nach demselben Autor benützt *Vorticella* im Zürichsee *Anabaena* nicht nur als Vehikel, sondern auch als Nahrungslieferanten. Es konnte wiederholt beobachtet werden, wie einzelne *Anabaena*-Zellen im Schlunde der Vorticellen verschwanden.

Von einem Heliozoon, *Raphidocystis lemani*, wird angegeben, daß der Körper oft stark braun gefärbt erscheint von den *Dinobryon*-Zellen, von denen das Tier sich ernährt (Le Roux).

Sehr gefräßige Tiere scheinen die Planktonforaminiferen zu sein. Es ist nicht uninteressant, daß verschiedene Genera, auch wenn sie an ein und demselben Orte zusammenwohnen, verschiedene Nahrung bevorzugen; so fand Rhumbler in dem zahlreichen Foraminiferenmaterial der Planktonexpedition den Weichkörper der Pulvinuliden mit Diatomeenpanzern und kleinen kieseligen Radiolarienskeletten mehr oder weniger dicht erfüllt, während die gleichen Gebilde in den Weichkörpern der Globigerinen ganz fehlten. Im Weichkörper der Globigerinen (Fig. 351), Orbulinen und Hastigerinen fanden sich dagegen, manchmal in stärkster Anhäufung, mehr oder weniger langgestreckte

Digitized by Google

quergestreifte Muskelfasern von Copepoden, die innerhalb des Foraminiferenkörpers ihrem Zerfall entgegengehen. Rhumbler vermutet, daß eine extrathalame Eröffnung der Copepodenpanzer, eine erste Andauung der eingefangenen lebenden oder der aufgefangenen sinkenden, abgestorbenen Copepoden stattfindet, nach welcher dann nur die weiter nutzbaren Nahrungsbestandteile in das Weichkörperinnere eingeführt werden.

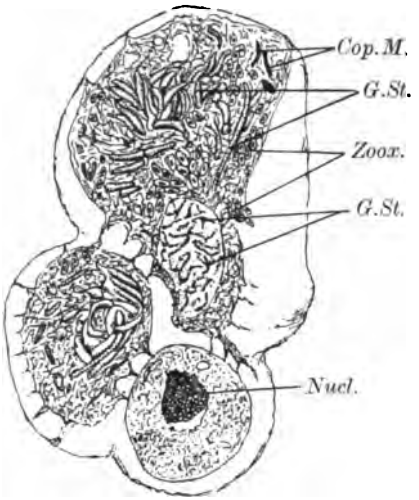


Fig. 351. Schnitt durch den Weichkörper von *Globigerina bulloides d'Orb.* (Nach Rhumbler.)

Cop.M. als Nahrung aufgenommene Copepodenmuskeln; *G.St.* Gallertstränge, z. T. einzeln, z. T. klumpig aufgeknäult; *Zoox.* Zooxanthellen; *Nucl.* Kern.

Wie bei den Rhizopoden und Heliozoen sind auch bei Radiolarien die Pseudopodien an der Nahrungsaufnahme beteiligt, die hier wie dort nach Haeckel einen rasch lähmenden Einfluß auf kleinere Infusorien ausüben. Als Nahrungskörper finden sich namentlich häufig Diatomeen und Infusorien, speziell die an der Meeresoberfläche so häufigen Tintinnen. Cienkowsky überzeugte sich von der Aufnahme der letzteren in das extrakapsuläre Plasma, indem er beobachtete, wie das gelbe Pigment der Tintinnen das umgebende Radiolarienplasma gelb färbte. Bei den koloniebildenden Radiolarien scheint die regelmäßige Aufnahme fester Nahrung noch nicht sichergestellt zu sein; dasselbe wurde auch früher vielfach von den Flagellaten behauptet. Es verdient daher hervorgehoben zu werden, daß nach Dogiel „die animale Ernährungsweise bei den Peridineen höchstwahrscheinlich viel mehr verbreitet ist, als bisher angenommen wurde." Nach einigen Angaben kommt sie bei panzertragenden Spezies vor, bei Gymnodinien ist sie erwiesen; im *Gymnodinium spirale var. obtusum* (Fig. 352) fanden sich z. B. Diatomeenpanzer sowie Bruchstücke von Radiolarienskeletten.

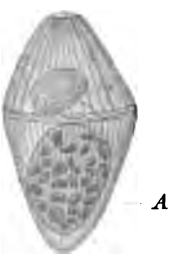


Fig. 352. *Gymnodinium spirale var. obtusum* mit aufgenommenen Algen *(A)*. (Nach Dogiel.)

Ein recht gefräßiges Protozoon nennt Bütschli die *Noctiluca*. „Sie scheint ziemlich ohne Auswahl alle nicht zu großen pelagischen Organismen zu

Digitized by Google

fressen, seien dies nun pflanzliche oder tierische. Besonders dienen ihr pelagische Bacillariaceen als Nahrung, doch auch Oscillatorien und Bruchstücke verschiedener Algen. Verschiedenen pelagischen Protozoen wie Dinoflagellaten, Tintinnoiden usw. begegnet man häufig in ihr; aber auch höherstehende tierische Organismen, wie kleine Copepoden, manchmal nahezu so lang wie ihr eigener Durchmesser, bewältigt sie, ebenso wie Copepoden- und Gastropodeneier und deren pelagische Larven."

Ähnlich dürften sich auch die beiden medusenähnlichen Cystoflagellaten *Leptodiscus* und *Craspedotella* (Fig. 353) verhalten, die sich nach den Untersuchungen von Hertwig und Kofoid von kleinen Algen nähren sollen.

Wenig wählerisch in ihrer Kost sind jedenfalls die meisten der planktonischen Metazoen. Aus der reichlichen „Urnahrung", wie wir seit Örsted (1849) das gesamte Phytoplankton nennen, nehmen sie das, was davon am besten und leichtesten zu erreichen ist. Verhältnismäßig wenig geschätzt sind sperrige Diatomeen, von größerer Bedeutung die wegen ihrer Kleinheit bisher noch wenig bekannten und gewürdigten kleinen Peridineen: *Prorocentrum*, *Heterocapsa*, *Glenodinium*, *Gymnodinien*, schließlich *Rhodomonas* und *Eutreptia*, sowie die oft erwähnten Coccolithophoriden. Endlich macht noch Lohmann auf eine andere bisher wenig beachtete Nahrungsquelle aufmerksam, nämlich auf den überall im Meere verbreiteten Detritus.

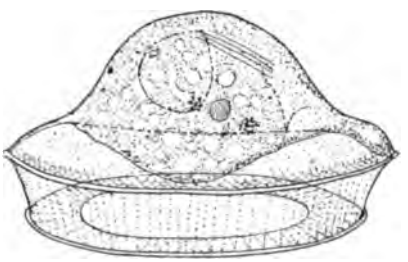


Fig. 353. *Craspedotella pileolus Kofoid.* (Nach Kofoid.)

Von verhältnismäßig untergeordneter Bedeutung scheinen die Schizophyceen zu sein, namentlich im Meere, während im Süßwasser die Cladoceren oft so reichlich *Clathrocystis* und dergleichen aufnehmen, daß von dieser Nahrung der Darm bis zu den Leberhörnchen grün gefärbt erscheint. Namentlich *Chydorus sphaericus* ist in seinem planktonischen Vorkommen vielfach geradezu an das gleichzeitige Vorkommen der erwähnten Alge gebunden (Strodtmann).

Die Cladoceren werden wir überhaupt der Hauptsache nach als Vegetarianer zu betrachten haben. In den Alpenseen speziell findet man in Daphnien und Bosminen größtenteils kleine Melosiren und Cyclotellen. Nur *Leptodora* ist als arger Räuber bekannt; sie macht namentlich auf Copepoden Jagd. Ob auch die marinen Cladoceren

Digitized by Google

gelegentlich andere Zooplanktonten anfallen, wie man nach einer gelegentlichen Beobachtung A. Scotts vermuten könnte, ist noch nicht sichergestellt.

Als größtenteils omnivor werden wir die Copepoden, speziell die Cyclopiden zu betrachten haben. Bald leben sie rein vegetarisch von kleinen Planktonalgen und verschmähen, namentlich im Winter, selbst Bruchstücke höherer Phanerogamen und Detritus nicht (Amberg), bald stellen sie Infusorien und Peridineen nach; selbst der Kannibalismus ist ihnen nicht fremd. Wesenberg-Lund und Wolf konnten beobachten, daß Muttertiere ihre eigenen Jungen aufzehren. Daneben werden, wenn's sein muß, auch Bakterien aufgenommen, in manchen Seen reichlich Grünalgen. Wird gegen den Herbst zu das „Grünfutter" im freien Wasser knapp, so pflegen die Copepoden, wie ich in den Altwässern der Donau beobachten konnte, zur Winterszeit den Diatomeenbelag der Stratiotesrasen abzuweiden; die veränderte Nahrung hat dann auch eine Verfärbung der im Sommer farblosen Krebse gegen Gelb hin zur Folge. Daß selbst Aas gelegentlich nicht verschmäht wird, geht aus einer Beobachtung Burckhardts hervor; er sah, wie einige Cyclopiden des Vierwaldstättersees von einem toten *Bythotrephes* alle weichen Teile förmlich wegfraßen. Im Koppenteich im Riesengebirge fressen sie Desmidiaceen, in vielen Alpenseen die obligaten Cyclotellen.

Die Diaptomiden sind offenbar auf kleine Nahrungspartikelchen angewiesen, die sie sich zum Munde strudeln; im Mendotasee leben sie fast ausschließlich von *Lyngbya*, während *Gloiotrichia* dort keine Abnehmer findet und Ceratien nur ungern aufgenommen werden. Dagegen wird der reichlich zufliegende Coniferenpollen von gewissen nordamerikanischen Diaptomiden gerne verspeist. In den holsteinischen Seen und im Müggelsee sind die Copepoden vielfach Detritusfresser, zu gewissen Zeiten werden Diatomeen, hauptsächlich Melosiren, genommen, während diese Alge im Katzensee von Amberg als „entschiedenes Unkraut" bezeichnet wird.[1]) Frenzel erkennt überhaupt die Diatomeen des Süßwassers nicht als Tiernahrung an; sie sind ihm lediglich ein „Bakterienfutter und ein Baumaterial für ihre Nachkommen."

1) Amberg empfiehlt zur leichteren Feststellung der aufgenommenen Nahrung Zusatz von einem Tropfen Chloralhydrat zu dem Wasser, in dem sich auf dem Objektträger die lebenden Tiere befinden, was bei Copepoden eine Entleerung des Verdauungstraktes nach beiden Seiten zur Folge hat. Dakin legt die konservierten Copepoden zwecks Untersuchung des Darminhaltes nach Vorbehandlung mit Alkohol und Chloroform in eine Styraxlösung.

Digitized by Google

Schon in den norwegischen Seen überwiegt das Zooplankton vielfach das Phytoplankton, und in den arktischen Seen fehlt die vegetabilische Urnahrung meist gänzlich, so daß die Crustaceen dann ausschließlich auf den vorhandenen Detritus angewiesen sind.[1])

Für die marinen Copepoden sollen, wie man annahm, vorzüglich Diatomeen und Peridineen als Nahrung in Betracht kommen. In den Exkrementen der nordischen Calaniden ist *Dinophysis granulata* sehr gemein (Gran). Im übrigen scheint die oft im Copepodendarm beobachtete grüne Masse von den äußerst kleinen und zarten Protophyten herzurühren, die für Müllergaze Nr. 20 durchgängig sind und nach den Untersuchungen Lohmanns zahlreich im Meere vorkommen (Dakin). In Cirripedienlarven fand man Coccolithen, in planktonischen Cypridiniden Radiolarien und Infusorien, im Darm der Halocypriden stark zerkleinerte Panzer kleiner Crustaceen, in Euphausien Acanthometren und Diatomeen als Nahrungsreste.

Im Triester Plankton beobachtete ich wiederholt Macrurenzoëen, die sich an abgestorbenen Fischlarven gütlich taten; die einen fraßen an einer eben ausgeschlüpften Sardellenlarve, andere machten sich an einen *Oikopleura*-Schwanz. Junge Hummern im *Mysis*-Stadium sollen hauptsächlich kleinere Planktonkrebse fressen, Mysisschwärme der planktonischen Austernbrut nachstellen, die früher erwähnte *Mysis relicta* im Mjösen von den dort massenhaft vorhandenen Entomostraken leben.

Es dürften somit die höheren planktonischen Krebse fast ausschließlich als carnivor zu betrachten sein, und Ähnliches gilt wohl auch von der Mehrzahl der planktonischen Coelenteraten.

Von ihnen ist schon früher erwähnt worden, daß sie wahrscheinlich lange Zeit zu fasten imstande sind, im gegebenen Fall aber sich mit einem um so größeren Beutestück zu entschädigen wissen. Das ist der Fall, wenn irgendein zur Nahrung geeigneter Planktont massenhaft auftritt. Zu solchen Zeiten kann man leicht die verschiedensten Formen bei dem Verzehren eines gerade als „monotones Plankton" auftretenden Tieres beobachten. So sah ich im Triester Plankton eine kleine Aktinienlarve, die sich an einer verhältnismäßig großen *Oikopleura* gütlich tat. Eucopiden hatten Evadnen oder Appendicularien gefressen, eine kleine *Obelia* „lutschte" behaglich an einer *Sagitta*.

Gerade der Umstand, daß die erwähnten Planktonten so häufig sich an große Beutestücke heranmachen und diese vielleicht mehr

1) Ob in solchen Fällen nicht doch noch pflanzliches Mikroplankton vorhanden ist, muß allerdings die Zentrifuge entscheiden.

Digitized by Google

„andauen" oder aussaugen als „frossen", dürfte die Ursache sein, daß wir sie verhältnismäßig selten bei der Nahrungsaufnahme ertappen; offenbar lassen sie eben bei äußeren Reizen, wie sie beim Fang unvermeidlich sind, ihre Beute sogleich los. Kleinere Beutestücke dagegen werden, wenn sie nur in genügender Zahl vorhanden sind, bisweilen in Unmengen vertilgt. Im Triester Golf z. B. sind die Cydippen im Frühjahr zur Zeit des Copepodenmaximums am häufigsten; dann sind sie vielfach geradezu vollgestopft mit Copepoden mittlerer Größe. Die gefräßigsten Ctenophoren sind jedenfalls die Beroiden. Chun beobachtete, wie eine *Eucharis* von einer nur halb so großen *Beroë forskali* verschlungen wurde. Sie begann zunächst mit weit geöffnetem Munde ihr Opfer zu umkreisen. In der Nähe der *Eucharis* angelangt, schoß sie mit gewandter Wendung auf dieselbe los, faßte sie mit ihrem breiten Maul und begann das lebhaft mit den Schwimmplättchen schlagende wehrlose Tier hinabzuwürgen. Nach kaum einer Viertelstunde hatte sich die *Beroë* vollständig über die *Eucharis* weggezogen und lag, zu einem unförmlichen Ballon aufgedunsen, verdauend am Boden.

Daß dieselbe *Beroë*-Art auch ihresgleichen nicht verschont, habe ich selbst wiederholt beobachtet.

Die Nahrung der planktonischen Echinodermen- und Wurmlarven scheint größtenteils aus Einzelligen zu bestehen. Nach Haecker fressen *Rostralia*-Larven Radiolarien und Diatomeen, in Triester Polychaetenlarven fand ich Coccolithen. Im weiten Mitteldarm der *Echiurus*-Larven kann man nach Hatschek „oft große Radiolarien, die nahezu sein ganzes Volumen ausfüllen, mit ihrem unverletzten sparrigen Kieselskelett beobachten"; der Darminhalt der *Sipunculus*-Larve besteht aus grünen Algen, welche aber mit zahlreichen Radiolarien- und Diatomeenschalen gemischt sind (Haecker). Die Pilidien fressen nach Coe kleine pelagische Larven, Infusorien, Diatomeen usw.

Von der Nahrung der Tomopteriden wird allgemein angenommen, daß sie pflanzlicher Natur sei; gewöhnlich findet man den Darm leer. Schwartz, der sich zuletzt mit der Biologie dieser Tiere befaßt hat, fand nur einmal Reste einer *Sagitta* und den Tentakel einer Meduse im Verdauungstrakt einer *Tomopteris kefersteini*. Tierische Nahrung wurde von den gefangenen Würmern überhaupt nicht aufgenommen, Fütterungsversuche mit pflanzlicher Nahrung hatten insofern besseren Erfolg, als kleine Planktonalgen wenigstens öfter in den Oesophagus aufgenommen, aber allerdings nach kurzer Zeit unter krampfhaften Kontraktionen der Schlundmuskulatur wieder ausgespien wurden.

Die Sagitten haben wir bereits als gefräßige Räuber kennen ge-

Digitized by Google

lernt. Nach Lohmann scheinen sie besonders auf Tintinnen Jagd zu machen, nach Scott sogar kleine Jungfische anzugreifen.

Ausführlichere Angaben liegen über die Nahrung der planktonischen Süßwasserrotatorien vor. Der bräunliche Darminhalt der *Anuraea* läßt auf Detritus schließen, bisweilen scheint sie aber auch planktonische Grünalgen aufzunehmen. *Notops* frißt Diatomeen. *Asplanchna* läßt sich nach Amberg in ihrer Nahrungsaufnahme leicht kontrollieren. Kleine Algen aller Art, von Diatomeen speziell *Synedra delicatissima*, einzelne Dinobryonzellen, kleine Peridineen bilden ihre Nahrung. Schröder fand im Magen einer *Asplanchna priodonta* 3 Euglenen, 5 Peridineen, 23 *Stephanodiscus*; andere Individuen hatten 40 und mehr *Dinobryon*-Zellen gefressen. Ähnlich ernährt sich *Synchaeta*. In einer marinen *Synchaeta* fand Lohmann einmal 5 *Tintinnopsis nucula*. Ein Aasfresser dürfte nach den Beobachtungen Linders *Triarthra* sein. Im Lac de Bret konnte nämlich dieses Rotator wiederholt in kleineren Gesellschaften im Panzer abgestorbener Copepoden beobachtet werden. Offenbar suchen sie die absinkenden Leichen auf, um sie leer zu fressen. Vielleicht läßt sich aus dieser Beobachtung auch erklären, warum diese kleinen Leichenschänder in manchen Seen, wie im Vierwaldstätter, dem Leichenregen folgend, in tiefere Regionen hinabsteigen als andere Arten dieser Gruppe.

Fig. 354.
Dexiobranchaea ciliata (Gegenbaur).
(Nach Schiemenz.)

Unter den planktonischen Mollusken ernähren sich nach Schiemenz die thecosomen Pteropoden von kleinen Organismen (Lohmann fand viel Coccolithen in Pteropoden!) bzw. Detritus, welchen sie sich durch einen Flimmerapparat nach der Mundöffnung zuwirbeln; die Gymnosomen sind arge Räuber, die sich vornehmlich von den Thecosomen ernähren. Dazu sind sie besonders angepaßt. Sie haben die verschiedenartigsten Saugnäpfe, genau so wie die Cephalopoden, um sie unter plötzlicher Hervorschleuderung an die Schalen der Thecosomen anzuheften und diese so zu fangen. Schiemenz konnte sogar beobachten, wie kleine Gymnosomenlarven bei Annäherung eines Thecosomen aus den kräftig entwickelten Hautschleimdrüsen plötzlich einen langen Schleimfaden ausstießen und damit ihre Beute fingen.

„Ist nun ein Thecosom gefangen, und der Gymnosom macht sich daran, ihn aufzufressen, so zieht ersterer sich in die Schale zurück. Allein das hilft ihm nichts, denn der Gymnosom hat (Fig. 354) weit

Digitized by Google

ausstülpbare Hakensäcke und einen ebensolchen Rüssel, welche in die Schale gezwängt werden und den Thecosomen aus der Schale herausfressen. Die kleinen Gymnosomenlarven kriechen dabei manchmal halb oder dreiviertel in die Schalen von *Creseis* und *Limacina* hinein."

Die Gymnosomen selbst fallen den größeren Planktonmollusken, *Phyllirhoë* und den großen Heteropoden zum Opfer. Treffen, sagt Keferstein, in enger Gefangenschaft Pneumodermen mit gefräßigen Firolen und Phyllirhoen zusammen, so werden sie bald Gegenstand ihrer Verfolgung; aber wenn der sie ereilende Räuber sie eben zu ergreifen hofft, hüllt sich das Tier plötzlich in eine leicht opalisierende Wolke ein, das Sekret seiner Hautdrüsen, macht ihn stutzen und gewinnt einigen Vorsprung vor dem Feinde, welcher dann nach kurzer Zeit seine Verfolgung von neuem beginnt. Doch immer spärlicher wird die Masse der abgesonderten Flüssigkeit, immer länger die zu deren Absonderung nötige Pause, und zuletzt wird der Gymnosome doch meist die Beute seines Verfolgers.

Auch Krebse, Quallen, selbst kleine Fische werden angegriffen und auch Artgenossen nicht verschmäht. Am gefräßigsten scheinen die mit einer so großen Greifzunge ausgestatteten Carinarien zu sein: man kann nicht genug staunen, wenn man sie kleine Fischchen, die an Größe ihnen selbst nur wenig nachstehen, ergreifen und hinunterwürgen sieht. Ebenso räuberisch sind die Janthinen, die Siphonophoren, selbst *Lepas* fressen und ebenfalls Kannibalismus treiben.

Die kleinen Molluskenlarven dürften hauptsächlich Pflanzenfresser sein. *Dreyssensia*-Larven leben z. B. größtenteils von Kieselalgen (Meisenheimer).

Im Darm der Salpen fand ich größtenteils Schalen von Diatomeen und Peridineen. Auch Radiolarien, Foraminiferen, selbst kleine Krustaceen werden als Nahrung der Salpen angegeben. Man kann daher sehr wohl allein aus der Untersuchung der Fäkalmassen pelagischer Tunicaten ein Bild von der Zusammensetzung des Planktons an dem Fangorte der Tiere gewinnen, soweit dasselbe aus Kiesel-, Kalk- oder Chitinskelette besitzenden Arten besteht. Wieviel Unerwünschtes mit aufgenommen wird, wenn die Salpen sich im unreinen Hafenwasser weiterschlucken müssen, lehrte der Darminhalt von einigen Exemplaren der *Salpa africana-maxima*, die im Triester Freihafen gesammelt wurden. Sie hatten den Darm derart mit Kohlenstaub angefüllt, daß der Nucleus nicht ohne Gefahr für das Mikrotommesser in Schnittserien zerlegt werden konnte.

Sehr genau sind wir durch Lohmanns Untersuchungen über die Nahrung der Appendicularien unterrichtet. Wegen des feinen Reusen-

Digitized by Google

apparates beschränkt sich der Fang dieser Tiere im allgemeinen auf kleine kugelige oder ei- bis spindelförmige Formen von durchschnittlich 3—20 μ Durchmesser. *Chaetoceras*, *Bacteriastrum*, auch die langgestreckten Rhizosolenien, Ceratien, die meisten Radiolarien sind ausgeschlossen. Dagegen sind kleine Nitzschien, Coscinodiscen, nackte und schalentragende Chrysomonadinen, Gymnodinien und kleine gepanzerte Peridineen, nackte Flagellaten und Rhizopoden sehr häufig; auch Bakterien werden oft in großer Menge gefangen. Dabei gehen die Appendicularien aber mit ihrer eingefangenen Nahrung recht verschwenderisch um, indem nur ein Teil derselben verzehrt wird, ein Bruchteil aber mit jedem abgeworfenen Gehäuse verloren geht. Auffallend ist die große Anzahl von Amoeben, die in den Gehäusen gefunden wird. Lohmann zählte in einem Gehäuse nicht weniger als 1674 Stück. Auch die ausgeworfenen Fäkalballen wurden von Lohmann untersucht; in einem derselben fand er über 90 Schalen von Coccolithophoriden.

Von größter Bedeutung ist das Plankton als ausschließliche Nahrung für alle planktonisch lebenden Fischlarven und Jungfische. Daß diese zuweilen recht große Bissen zu bewältigen verstehen, wurde schon früher gesagt. Wenn wir nun den Darminhalt planktonischer Fischlarven und Jungfische untersuchen, fällt uns sofort die Einheitlichkeit der aufgenommenen Nahrung auf. In einer Fischlarve aus einem schwedischen See fand ich z. B. ausschließlich Bosminen. Jungfische aus böhmischen Teichen ernähren sich bisweilen ausschließlich von Copepoden. Eine recht monotone Nahrung haben nach Nüsslin die jungen Blaufelchen. Die Jungfische des Zürichsees nehmen zeitweise enorme Mengen treibender Ephippien auf.

Von marinen Jungfischen der Adria hatten etwa 3 cm große Jungfische von *Belone* und *Mugil* hauptsächlich Copepoden gefressen, die letzteren wohl auch einige Diatomeen und Peridineen im Darm, die aber unbeabsichtigt mitaufgenommen sein konnten; ein gleich großer *Lophius* ausschließlich Sagitten, ein 6 cm langer *Gadus euxinus* lediglich planktonische Copepoden und Cladoceren.

Wir können aus diesen Befunden schließen, daß die Jungfische nicht etwa wie die Tunicaten durch automatisches „Filtrieren“ des Wassers ihre Nahrung erhalten, sondern diese vielmehr Stück für Stück erbeuten. Für die Wahl der Beute ist, wie mir scheint, nicht so sehr eine besondere Feinschmeckerei entscheidend, sondern vielmehr die möglichst mühelose Art der Erlangung einer gerade genügend häufigen und auch in der Größe geeigneten Beute.

Über den hohen Wert des Planktons als Nahrung aller jener

Digitized by Google

Fische, die ihre Jugend nicht am Ufer oder in den Algenwiesen der Meeresküste, sondern im freien Wasser verbringen, sind wohl alle Ichthyologen einig, wenngleich die Versuche der künstlichen Fischzucht gezeigt haben, daß auch solche Jungfische ohne Planktonnahrung bei entsprechender künstlicher Ernährung aufzuziehen sind. Jedenfalls ist Naturfutter den unterschiedlichen Surrogaten vorzuziehen; nur ist das erstere nicht immer in genügender Quantität und in entsprechender Qualität erhältlich. Bei den Jungfischen des Süßwassers ist es verhältnismäßig leicht, in kleinen Tümpeln oder gar Tonnen die nötigen Mengen an Entomostraken zu züchten. Die marinen Fischzuchtanstalten werden namentlich in südlicheren Breiten wegen der verhältnismäßig geringeren Planktonmengen der südlicheren Meere zu einem passenden Ersatzfutter, etwa der wiederholt erwähnten *Dunaliella* (Fig. 34 S. 91) oder zu Algensporen greifen müssen.

Weniger gleichsinnig wird der Wert des Planktons als Nahrung der ausgewachsenen Fische namentlich von den Limnobiologen beurteilt: hier eine „ekelhafte unwissenschaftliche Reklame, welche dem Plankton zu seinem Ansehen verholfen hat", dort eine möglicherweise zu extreme Herabsetzung seiner Bedeutung als Fischnahrung. Vielleicht ist auch hier der Mittelweg der beste.

Es wäre naheliegend, bei diesem Widerstreit der Meinungen daran zu denken, ob nicht im Bau des Verdauungstraktes der Fische gewisse Merkmale zu finden sind, die auf die Art der Nahrung sichere Schlüsse ziehen lassen. Zander untersuchte den eigenartigen Reusenapparat der Kiemenbögen, Eggeling hoffte das Dünndarmrelief mit der Art der Nahrung der Teleostier in Beziehung bringen zu können. Die bisherigen Ergebnisse sind nicht sehr aussichtsvoll, in dieser Richtung die schwebende Frage zu lösen. Immerhin scheint für die meisten der im freien Wasser lebenden echten Planktonfresser ein dichter Filterapparat, ein kurzer Darm, sowie ein ansehnlicher Magen mit beträchtlichem, länglichem Blindsack charakteristisch zu sein. Wenn man erwägt, daß richtige „Planktonfilter" bei im System so entfernt stehenden Fischen wie *Selache maxima* und den Clupeiden auftreten, die beide echte Planktonzehrer sind, wird man nicht annehmen können, daß der Reusenapparat auch bei diesen Formen etwa lediglich dazu dient, „die Kiemen vor Verschmutzung zu schützen"; dazu ist bei den Bewohnern des klaren Hochseewassers keine Veranlassung. Den besten Aufschluß über die Art der Ernährung geben uns qualitativ und quantitativ möglichst genaue, zu verschiedenen Zeiten und an Tieren von verschiedenen Örtlichkeiten vorgenommene Darminhaltsuntersuchungen.

Digitized by Google

Wir können die Nahrung unserer Fische einteilen in:

1. Luftnahrung,
2. Planktonnahrung,
3. Bodennahrung,
4. Ufernahrung.

Damit sind aber lediglich die Nahrungsquellen gemeint, die den Fischen zur Verfügung stehen, und es soll damit nicht gesagt sein, daß ein Fisch, der seine Nahrung gewöhnlich einer der erwähnten Biocoenosen entnimmt, nicht auch durch zeitliche oder örtliche Verhältnisse veranlaßt, recht gut von einem anderen Futter zu leben vermag. Schiemenz möchte daher die Nahrung unserer Süßwasserfische einteilen in:

1. die Hauptnahrung; sie besteht aus denjenigen Organismen, welche die Fische mit Vorliebe fressen, von denen sie sich im allgemeinen ernähren und die sie, wenn sie überhaupt dazu in der Lage sind, aller anderen Nahrung vorziehen;

2. die Gelegenheitsnahrung ist diejenige, welche der Fisch frißt, weil er gerade eine passende, bequeme Gelegenheit dazu hat;

3. die Verlegenheits- oder Notnahrung, welche der Fisch zu sich nimmt, weil er eine ihm zusagende Nahrung nicht finden kann.

Bezüglich der Planktonnahrung, die uns ja hier ausschließlich interessiert, werden wir füglich im Anschluß an Arnold zu unterscheiden haben:

1. konstante Planktonkonsumenten, das sind solche Fische, bei denen Plankton die Hauptnahrung darstellt. Ein großer Teil der pelagisch lebenden Fische ist dieser Gruppe zuzuzählen;

2 temporäre Planktonkonsumenten, das sind nicht nur jene Fische, welche in der Jugend von Plankton leben und später zu der Ernährung mit Benthosformen übergehen; ich möchte vielmehr dahin auch jene Fische zählen, die auch im erwachsenen Zustande Plankton als Gelegenheits- oder Verlegenheitsnahrung aufnehmen.

Zur ersteren Gruppe gehören von Süßwasserfischen der Stint (*Osmerus eperlanus*), die Maränen-(*Coregonus*-)Arten, die Laube oder Uckelei (*Alburnus lucidus*), von Seefischen vor allem die Clupeiden. Der Stint nährt sich z. B. im Frischen Haff und in russischen Seen von *Leptodora*, im russischen Welio- und Pestowosee im Winter von *Hyalodaphnia*, *Bosmina*, *Cyclops* und *Anuraea*. Von den beiden *Coregonus*-Arten des Neuenburger Sees ernährt sich die eine, *C. schinzii* subsp. *palea* nach Fuhrmann nahezu ausschließlich von *Bythotrephes longimanus* (Fig. 123, S. 207), einer Cladocere, die hier das ganze Jahr über zu finden ist. Fuhrmann fand in einem Magen an die 2900 Stück — ein

Digitized by Google

Beweis, daß dieser Fisch sich jedenfalls seine Nahrung auswählt oder aber Tiefenzonen bewohnt, deren Plankton ausschließlich aus diesem Kruster besteht. Weit weniger wählerisch ist die zweite *Coregonus*-Art des genannten Sees, *C. exiguus* subsp. *bondella*, in deren Darm zu verschiedenen Zeiten des Jahres eine recht gemischte Kost angetroffen wurde: von Cladoceren neben dem erwähnten *Bythotrephes* noch *Sida limnetica*, *Leptodora*, *Daphnia*, *Bosmina*, von Copepoden *Diaptomus* und *Cyclops*, außerdem Insektenlarven, Ostracoden, Anneliden, selbst Pisidien, und im Januar, zur Laichzeit, Eier der eigenen Art. Wir ersehen daraus, daß die „Bondelle" ihre Nahrung sowohl aus dem Plankton verschiedener Zonen wie aus der Fauna des Tiefenschlammes bezieht, selbst die sonst wenig geschätzten Copepoden in großer Menge aufnimmt und scheinbar mit Vorliebe bald da, bald dort äst.

Dadurch steht die Bondelle in scharfem, doch nicht unüberbrückbarem Gegensatze zu der früher erwähnten „Palée". Nufer fand nämlich im Darm eines dieser Fische (*C. schinzii* subsp. *helveticus*), der drei Monate lang in der Nähe des Ufers im Vierwaldstättersee zwischen Wasserpflanzen in Gefangenschaft gehalten worden war, Mollusken, Insekten und pflanzliche Bestandteile: er ist also unter Umständen imstande, Notnahrung aufzunehmen.

Recht verschieden erweist sich in den verschiedenen Seen die Nahrung des *Coregonus albula*. In den norwegischen Seen stellte sowohl für ihn wie für den Schnäpel (*C. oxyrhynchus*) Huitfeld-Kaas *Bosmina obtusirostris* als Hauptnahrung fest. In einem Schnäpel aus dem Reinsjö zählte dieser Forscher nicht weniger als 50000 Exemplare der bezeichneten Cladocere. Auch im großen Plöner See fand Zacharias hauptsächlich Bosminen im Maränenmagen. In den schwedischen Binnenseen fallen dem *Coregonus albula* vielfach *Limnocalanus macrurus* zum Opfer (S. Ekman). Lilljeborg fand im Ekoln im Mai den Magen eines *C. albula* mit einem anderen Copepoden, *Cyclops vicinus*, vollgepfropft, und auch im russischen Weliosee scheint *Cyclops* während der kalten Jahreszeit wenigstens die Hauptnahrung der „kleinen Maränen" zu sein (Arnold).

Von den Forellen in den Twin Lakes (Colorado) werden nach Juday immense Mengen von Planktonkrustern verzehrt. Ein 30 cm langer *Salmo stomias* hatte 4500 Daphnien im Magen, *Salmo henshawi* aus dem Bergsee Tahoe in Ost-Kalifornien enthielt 1739 Daphnien, aber keine Copepoden, obwohl selbst größere *Epischura* und *Diaptomus* dort häufiger sind als die Cladoceren.

Ein eifriger Planktonfresser dürfte an vielen Orten *Alburnus lucidus* sein. Arnold fand als Sommernahrung hauptsächlich Clado-

Digitized by Google

ceren, im Winter werden offenbar Diatomeen aufgenommen; es fanden sich nämlich bei 6 im Dezember gefangenen Stücken lediglich Melosiren im Darm. Indessen ist es fraglich, ob nicht (zeitweilig wenigstens) die sog. Luftnahrung von größerer Bedeutung ist.

Die im Herbst und Frühjahr in den Altwässern der Donau gefangenen Lauben hatten hauptsächlich Luftnahrung (Insekten) gefressen und daneben in geringerer Menge Insektenlarven und Vegetabilien aus der Vadalregion; und wenn bei Tagesanbruch ein frischer Morgenwind Pappelfrüchte und Kompositensamen auf die Wasserfläche trieb, sah ich die Fische auch danach schnappen. Nach Schiemenz ist die Uckelei ein Oberflächenfisch, bei dem sich ein gewisser Dualismus ausgebildet hat, indem in einem und demselben Gewässer ein Teil der Fische im offenen Wasser lebt und hier auf Plankton und Luftnahrung angewiesen ist, ein Teil die Nähe des Ufers vorzieht und hier hauptsächlich von der Luftnahrung lebt. Dieselbe Nahrung haben die Mengen dieses Fisches, welche sich in den Flüssen und Strömen aufhalten, in denen ja der Auftrieb nur gewöhnlich eine untergeordnete Rolle spielt. Wird im Herbst die Luftnahrung knapp, so zieht sich die Uckelei vorwiegend nach den größeren Wasserbecken oder mehr nach dem freien Wasser hin zusammen, wo sie um diese Zeit noch einen reichgedeckten Tisch an Planktonorganismen findet, von denen sie sich von nun an nährt; fehlt ein Winterplankton vollkommen (wie z. B. in den Altwässern der Donau), dann müssen die Mikroorganismen der Vadalregion herhalten.

Als temporäre Planktonkonsumentin ist noch die Plötze (*Leuciscus rutilus*) zu nennen, die, wenn sie die ihr zusagende Nahrung am Ufer oder aus der Luft nicht findet, als Verlegenheitsnahrung Plankton aufnimmt. Arnold fand im Darm von Winterplötzen massenhaft *Anuraea cochlearis* (N. B. nach Behandlung des Darmes mit 10% Kalilauge).

Dasselbe gilt vom Brachsen (*Abramis brama*), der vorwiegend der Schlammfauna am Grunde nachgeht. Fehlt diese, dann greift auch er zuletzt in die Zone des freien Wassers über, wo er Plankton findet. Dieses stellt aber eine richtige Notnahrung dar, bei welcher er nicht ordentlich wächst (Schiemenz).

Bei den marinen Grundfischen ist offenbar selten oder nie Veranlassung, die Ernährung aus der Kindheit Tagen aufzunehmen, wohl aber nehmen auch hier echt pelagische Planktonfresser bisweilen Benthosformen auf. Das hängt vielleicht mit den Wanderungen der Hochseefische zusammen, die sie in Küstennähe bringen.

Nach Heincke kann für alle Lokalformen des Herings gelten,

Digitized by Google

daß seine Nahrung der Hauptsache nach aus Tieren des Planktons besteht, und zwar aus solchen, die über gewisse Areale in großer Individuenzahl verbreitet sind. So sind Copepoden (*Temora longicornis* und *Oithona*) nach Möbius die Hauptnahrung des Herings der westlichen Ostsee, von *Calanus finmarchicus* leben nach Nordgaard die Heringe an den norwegischen Küsten. Nach den umfassenden Untersuchungen von Brook, Calderwood und A. Scott ist die Hauptnahrung der Heringe an der Ostküste Schottlands eine andere als an der Westküste. An der Ostküste hat die große Mehrzahl aller Heringe ihre Hauptfraßzeit vom Dezember bis April und nährt sich dann in der offenen See fast ausschließlich von *Hyperia gelba*, gegen Ende der Fraßzeit von Schizopoden (*Nyctiphanes norvegica*). An der Westküste fällt die Hauptfraßzeit auf die Monate April bis September; die Hauptnahrung sind hier Copepoden, später Schizopoden. Der Hering ist in seiner Nahrung durchaus nicht wählerisch. Er frißt neben Planktontieren auch *Chironomus*-Larven und -Puppen, Gammariden u. a. Süßwasser- und Uferorganismen, selbst Fische. Im Windebyer Noor, einem durch einen Damm jetzt fast abgeschlossenen und stark ausgesüßten Teile der Eckernförder Bucht, nährt er sich nach Jenkins hauptsächlich von *Mysis vulgaris*. Nach Dunn sollen Hering, Makrele und Sardine an den Küsten von Cornwall im Frühling von den die See weithin olivengrün verfärbenden Sporen der Melanospermeen leben. Der Mageninhalt der im Dollart gefangenen Sardellen (*Engraulis encrasicholus*) bestand nach Ehrenbaum vorwiegend aus Crustaceen (Copepoden und jungen Garneelen).

Recht verschieden ist da und dort der Darminhalt der Sardinen. Pouchet und de Guerne fanden die Mägen der französischen Sardinen einmal vollgepfropft mit Peridineen, im Minimum 20 Millionen von *Peridinium divergens* und *polyedricum* in einem Fisch. Die adriatischen Sardinen fressen hauptsächlich Planktoncopepoden, Sagitten, daneben Decapodenlarven und selbst Fischeier. Da ich aber gelegentlich auch litorale Krebse, kleine Schnecken und Muschelschalen im Magen auffand, müssen wir annehmen, daß auch die Sardine bisweilen sich aus der Küstenregion ihre Nahrung holt.

Darnach ist es nicht so unrichtig, wenn früher behauptet wurde, daß die Sardinen sich auch auf dem Boden aufhalten und nach Art der Karpfen den Sand und die Lücken zwischen Steinen im seichten Wasser absuchen. Daß sie nicht ausschließlich auf lebendes Plankton angewiesen sind, geht aus dem Umstande hervor, daß sie mit zerstampften Miesmuscheln oder Krabben („esca“ der Italiener) oder mit präpariertem Stockfischrogen geködert werden. Den Sprott

Digitized by Google

(*Clupea sprattus*), der z. B. im Finnischen Meerbusen ausschließlich von Bosminen und Calaniden lebt (Schneider), ködert man nach Day sogar mit „Mehl aus gekochten Kartoffeln".

Nach all dem hat es den Anschein, als würde auch für die Planktonfresser unter den Fischen der von Schiemenz ausgesprochene Satz Geltung haben: „Der Fisch frißt schließlich das, was er hat."

Mit den Fischen ist indessen die oberste Reihe der Planktonzehrer noch nicht erreicht. Im Meere wenigstens gesellen sich ihnen als nicht zu unterschätzende Tischgenossen noch Vögel, Robben und Wale hinzu. Während der Discovery-Expedition wurden im Magen der antarktischen Pinguine und Robben Massen von *Eucopia* (*Euphausia*) *australis* gefunden, die zwischen dem 66. und 72.° s. B. in bedeutenden Mengen anzutreffen sind.

Das so oft geschilderte, so überwältigend reiche Leben der arktischen Vogelberge wäre nicht möglich, wenn nicht all diese gewaltigen Vogelmassen, soweit sie nicht, wie etwa die Bürgermeistermöwe (*Larus glaucus*), vom Raube leben, Planktonfischer wären (Römer). Einige nordische Schwimmvögel (*Uria*-Arten) leben zu gewissen Jahreszeiten (Februar, März) hauptsächlich von *Mysis*-Arten (nach Kapitän Holböll von Aurivillius cit.).

In unseren Seen ist den Möwen eine andere, im Haushalte der Süßwasserwelt nicht unbedeutende Aufgabe zugefallen. Wo sie in großen Mengen vorkommen, geben ihre reichlichen, ins Wasser fallenden Exkremente ein wertvolles Dungmittel. Auf dem Dobersdorfer See fand Apstein mindestens 4—5000 Möwen, auf dem winzigen Molfsee schätzte er sie auf 10000. Den großen Planktonreichtum eines bestimmten Teiles des Großteiches bei Hirschberg (Böhmen) glaubt v. Lendenfeld darauf zurückführen zu müssen, daß sich in der Nähe („Mäuseschloßfelsen") ein Möwenbrut- und -schlafplatz befindet. „Große Mengen von Möwenexkrementen werden hier ins Wasser fallen und den das Mäuseschloß umgebenden Teil des Teiches den Sommer hindurch immerfort reichlich düngen."

Daß auch an unseren Süßwasserseen Vögel sich bisweilen „pelagisch" ernähren, geht aus einer Beobachtung von Wesenberg-Lund hervor. Am Fursee konnte er beobachten, daß an trüben, regnerischen Tagen Uferschwalben regelmäßig seewärts ziehen, um Mückenpuppen vom Wasserspiegel aufzuschnappen. „Jene Puppen sind aller Wahrscheinlichkeit nach bei schlechtem Wetter die Hauptnahrung der *Hirundo riparia*."

Daß die Wale nahezu ausschließlich von kleinen Planktonten leben, ist längst bekannt. Ein Finnwal, an dessen Jagd Römer teil-

Digitized by Google

genommen, hatte 2 cbm Mageninhalt an Planktonkrustern, und daraus kann man sich ungefähr eine Vorstellung machen, welche Tiermengen zur Ernährung eines so kolossalen Seesäugers notwendig sind.

Unter den Glattwalen (Balaeniden) wird als Nahrung des Polar- oder Grönlandwales (*Balaena mysticetus*) *Clio borealis*, *Limacina arctica* sowie *Boreophausia* (*Thysanopoda*) *inermis* (= Walfischaas oder Kril) angegeben. Er verläßt in der Arktis nie das Eis, hält sich vielmehr an die Südränder der Eisfelder, wo ihm die Planktonnahrung reichlich zur Verfügung steht. Wo die Grönlandwale überwintern, ist allerdings nicht bekannt. Auch die Grauwale (*Agaphelidae*) sind Planktonfresser. Unter den Balaenopteriden oder Finnwalen scheint der Buckelwal (*Megaptera boops*) im Nordatlantik hauptsächlich von Thysanopoden (*Boreophausia inermis* und *Nyctiphanes norvegicus*) zu leben. Oft wurde aber auch ein kleinerer Fisch, *Osmerus arcticus*, Lodde genannt, im Magen gefunden. Indessen behaupten die Waljäger, daß der Buckelwal nicht „Lodde" frißt, solange er seinen lieben „Kril" hat. Auch in den antarktischen Meeren ist eine Euphauside (*Euphausia pellucida?*) seine Hauptnahrung. Während des Winters, in dem, wie wir früher mitteilten, der Planktonreichtum der Polarmeere stark zurückgeht, ziehen sich die erwähnten Wale größtenteils in wärmere Meere zurück, um sich hier in wohnlicherem, wärmerem Wasser dem Fortpflanzungsgeschäft hinzugeben. „Die nordischen Fahrwasser in den Frühlingsmonaten laden nicht zum Wochenbett ein!" Ist im schönen Süden die „saison d'amour" verlebt, dann geht der Zug wieder zurück in die alte Heimat, wo die Wale nun im Sommer und Herbst auf hohen Breiten in dem planktonreichen Polarmeere verweilen, bis der kommende Lenz neuerdings zum Antritt der Hochzeitsreise auffordert.

Auch der Blauwal (*Balaenoptera sibbaldi* autorum = *B. musculus*) lebt von Kril. Man hat nicht selten bei 1000, ja sogar 1200 Liter davon im Magen gefunden, doch niemals Fische. Er zieht der Nahrung nach; wenn sie näher an die Küste getrieben wird, sucht er in die Fjorde hineinzukommen.

Ebenso ist der Seihwal, der „Sejhval" der Norweger (*Balaenoptera borealis*), ein echter Planktonwal; er lebt im Norden hauptsächlich von „Rödaatre", dem uns schon bekannten *Calanus finmarchicus*. Dagegen gehören der Zwergwal (*Balaenoptera rostrata*) sowie der gewöhnliche Finwal (*B. musculus aut. B. physalus*) zu den fischfressenden Tieren, wenn auch im Magen des letzteren bisweilen Kril gefunden wurde (Guldberg).

Neben den Tieren des Pelagials finden sich auch unter den

Organismen des Benthos zahlreiche Planktonzehrer — im Süßwasser sowohl wie im Meere.

Im Süßwasser ist die Zahl der festsitzenden Tiere, namentlich solcher ohne Strudelapparat, geringer als im Meere. Von den beiden Polypen des Süßwassers, *Cordylophora* und *Hydra*, hat die letztere die Fähigkeit, sich abzulösen und kriechend fortzubewegen, ja sogar, wie wir hörten, an der Oberfläche des Wassers aufgehängt, sich treiben zu lassen — eine zweifellos sehr zweckdienliche Einrichtung für den Fall, daß wegen mangelnder Bewegung im Wasser oder aus anderen Gründen keine Nahrung zugeführt wird. Schon zahlreicher sind im Süßwasser solche festsitzende Tiere, welche durch besondere Strudelapparate Wasserbewegung künstlich erzeugen können, wie z. B. die festsitzenden Infusorien, Bryozoen und Spongien. Solche Tiere endlich, die wie die Muscheln ebenfalls von „organischem Wasserstaub" mit Hilfe von Strudelorganen sich ernähren, aber noch eine gewisse Fähigkeit der Ortsbewegung besitzen, sind im Süßwasser im allgemeinen beweglicher als im Meere (Heincke). Von der *Dreyssensia* z. B. ist bekannt, daß sie alljährlich erhebliche Wanderungen in vertikaler Richtung ausführt (Frenzel).

Daß sogar die trägen Süßwasserschnecken unter Umständen Planktonfischerei betreiben können, geht aus einer Notiz von Brockmeier hervor. Bekanntlich vermögen zahlreiche Wasserschnecken an der obersten Wasserschicht, dem sogenannten Flüssigkeitshäutchen, entlang zu gleiten, und hier wird auch die Jagd auf Plankton ausgeübt. Die Schnecke bleibt zunächst einige Zeit an derselben Stelle der Wasseroberfläche und senkt etwas den vorderen Teil der Kriechsohle. Durch die Tätigkeit der Wimpern wird dann der organische Inhalt der obersten Wasserschichten auf der Kriechsohle nach hinten geschoben und sammelt sich dort an. Nach Beendigung des Fanges führt die *Limnaea* ihren Kopf nach hinten, leckt die Beute weg und setzt dann die unterbrochene Reise fort, um vielleicht an einer anderen Stelle dasselbe Spiel zu wiederholen.

Ein eigenartiger Feind aus dem Pflanzenreiche bedroht die planktonischen Entomostraken; es ist das der Wasserschlauch (*Utricularia*), dessen Blätter mit blasigen Fangapparaten ausgerüstet sind. Eine durch eine Klappe verschließbare Eingangsöffnung gestattet wohl den Eintritt in den Blasenraum, aber nicht ein Entweichen nach außen, „da ihr freies Ende auf einem hufeisenförmigen Rahmen als Widerlager ruht" (Goebel). Während die im Detritus des Wassergrundes verborgenen Ausläufer der *U. intermedia* lediglich Grundtiere (Ostracoden) fischen, fallen der frei im Wasser flutenden *U. vulgaris*

Digitized by Google

die gut schwimmenden Planktonkrebse, Copepoden und Cladoceren, zum Opfer. Eine mäßig große Pflanze vermag in anderthalb Stunden in einer einzigen Blase 12 Daphnien einzufangen. Eine kleine, etwa 15 cm lange Pflanze mit 15 entwickelten Blättern, deren jedes durchschnittlich 6 Blasen trug, hatte etwa 270 ziemlich große Krebschen zu sich genommen (Lampert).

Wie unsere Abbildung (Fig. 355) zeigt, kann der Wasserschlauch selbst der Fischbrut gefährlich werden.

Endlich ist auch ein großer Teil der marinen Benthosformen auf Planktonnahrung angewiesen, was schon daraus hervorgeht, daß die Benthosfauna an jenen submarinen Gehängen am üppigsten gedeiht, über die ein planktonreicher Strom hinwegzieht. Am deutlichsten tritt uns das an den Küsten Spitzbergens entgegen. Längs der West- und Nordwestküste breitet sich der Golfstrom unbehindert aus und führt sein Plankton nach Norden; die Bodenfauna erhält daher nicht sehr reiche Nahrung und ist hier arm an Arten und Individuen, namentlich was die festsitzenden Formen betrifft. Hier überwiegen die Organismen, die sich kriechend ihre Nahrung suchen können (Echinodermen z. B.). Ganz anders im Osten, wo die hier stattfindende Mischung des kalten Polarwassers mit dem warmen Golfstromwasser zahllosen Planktonwesen den Tod bringt, so daß ein beständiger Regen von Tier- und Pflanzenleichen zu Boden sinkt und die dort lebenden Organismen mit einer Nahrungsfülle überschüttet, welche die enorme Vermehrung derselben ermöglicht. „Dichte Wälder von Hydroiden und Bryozoen bedecken die Felsen, die Steine sind dicht mit schön gefärbten Aktinien besetzt, alle von ihnen freigelassenen Plätze werden von den Balaniden eingenommen, die auch alle größeren Muscheln und Schnecken überziehen, und so undurchdringlich ist dieses Chaos von Tieren häufig, daß die stark beschwerte Dredge nicht bis zum Boden durchdringen kann und gar keine Grundprobe, sondern nur Lebewesen heraufbringt“ (Schaudinn).

Fig. 355. Einzelne Blase des Wasserschlauches mit gefangenem Fischchen. (Nach Knauthe.)

Doflein ist entzückt von dem Tierreichtum der Sagamibucht in Japan, den er ebenfalls aus dem Zusammentreffen zweier verschiedentemperierter Meeresströme erklärt. In der Farbenpracht der blumenähnlichen Polypen erblickt er ein Lockmittel, mit dem vielleicht die

Digitized by Google

Planktonten, wie die Insekten zu den Blumenkelchen, hingezogen werden. „Die Zeichnungen und Farbflecke sind oft angeordnet wie die Saftmale der Blumen.“ Dazu kommt noch das Leuchtvermögen vieler offenbar planktonfressenden Benthosbewohner. „Von diesem Gesichtspunkt betrachtet, erscheint es denn auch durchaus zweckmäßig, wenn z. B. bei Pennatuliden die Phosphoreszenz immer an den Rändern der Blätter, welche die Polypen tragen, auftritt. Unbeweglich verharren die Polypen im stillen Wasser und vertrauen dem Köder, den ihre Schönheit bildet.“

Unverhältnismäßig reich ist auch die Grundfauna bisweilen in stillen, seichten Buchten und Hafenwinkeln, in denen sich, wie in einer Sackgasse, das Plankton anstaut. In der heute teilweise schon verschütteten „Sacchetta“ des Triester Hafens fand ich so dicht gedrängte Kolonien, wahre Rasenplätze von *Anemonia sulcata* wie nirgends sonst im Triester Golf.

Neben den erwähnten Coelenteraten kommen noch Muscheln als Planktonzehrer hauptsächlich in Betracht. In der Kieler Föhrde liefern sie das Hauptkontingent der Planktonfresser. Rauschenplatt erwähnt noch Balaniden, Mysis und Ascidien als wichtige Planktonfresser.

Endlich ist ja auch das reiche, vielgestaltige Leben der Tiefsee nach der herrschenden Ansicht nur möglich, weil der Überschuß des darüber flutenden, fast unerschöpflichen Planktonlebens ihm zugute kommt.

Daß echte Tiefseefische außer von unzweifelhaften Bodentieren auch von echten Planktonkrustern der oberen Meereszonen, wie Calaniden und Hyperiden, sich ernähren, war schon Collett (1880) aufgefallen.

Der Darm der bathypelagischen *Pelagothuria* ist mit einer gelbbraunen Masse erfüllt, die sich bei mikroskopischer Untersuchung als eine Ansammlung von Radiolarien (Phaeodarien), Globigerinen und Diatomeenschalen erweist (Chun).

Schlank und langgestreckt, oft von bedeutender Größe sind die Hydroidpolypen, Alcyonarien und vor allem die Crinoiden der Tiefsee, als müßten sie sich wie die Palmen im tropischen Urwald durch dichtes Unterholz durchzwängen, um ihre Tentakel und Fangarme unbehindert dem Nahrungsregen entgegenstrecken zu können. Bei den Tiefseeglasschwämmen, den Hexactinelliden, sehen wir oft ein zierliches Gitter wie eine Reuse den Eingang in den Innenraum des kelchartigen Körpers verschließen. Man könnte zunächst daran denken, daß sie in ähnlicher Weise wie die Deckel von Reusen zu wirken hätten, um den Glasschwämmen den Erwerb der Nahrung zu ermög-

Digitized by Google

lichen. Und wenn wir weiterhin sehen, daß manche Anneliden, Echinodermen und Crustaceen als Larven in diese Kieselschwämme geraten und in ihnen heranwachsen, bis ihre Körpergröße es ihnen unmöglich macht, das schöne Gefängnis zu verlassen, sind wir noch mehr geneigt, diese Deutung für die richtige zu halten.

Trotzdem glaubt Doflein, daß diese Filtervorrichtung lediglich dazu dient, den Innenraum des Schwammkörpers vor dem Hineinfallen größerer toter Tiere zu schützen, welche beim Verfaulen den lebenden Schwamm vergiften könnten. Wir müssen bedenken, daß die Nahrungsaufnahme durch Porenwände auf der Außenseite des Schwammkörpers erfolgt, daß der Innenraum für den beständig abfließenden Wasserstrom freigehalten werden muß. So sind denn die Vorrichtungen zum Festhalten der Nahrung auf der Außenwand des Schwammkörpers angebracht in Form weit vorragender Nadeln, an denen die aus den oberen Wasserschichten hinabrieselnden, planktonischen Nährsubstanzen hängen bleiben.

Wir haben gesehen, daß das Plankton in der höheren Tierwelt des Pelagials wie in der Benthosfauna reichlich Abnehmer findet. All die leeren Gehäuse und Schalen fallen endlich, soweit sie nicht auf der oft langen „letzten Reise" sich im Wasser auflösen[1]), nieder, und bedecken weithin als dicke Schicht den Boden. Nach Lohmanns Berechnungen würden 250 Jahre nötig sein, um eine Sedimentschicht von nur 1 mm Dicke zu liefern, die aus Coccolithen und Globigerinen im Verhältnis von 1:4 gemischt ist und also nicht weniger als 1000 Jahre, um 1 mm reinen Coccolithenschlamm zu bilden.

Den ersten Versuch zu einer umfassenden, wissenschaftlichen Klassifikation der ozeanischen Bodenablagerungen haben John Murray und A. Renard geliefert, als sie 1891 ihren großen Bericht über die von der Challenger-Expedition heimgebrachten Bodenproben veröffentlichten. Aus dem kürzlich von Krümmel gegebenen System der ozeanischen Bodensedimente interessieren uns hier nur die „eupelagischen oder landfernen Tiefseeablagerungen." Diese lassen sich unterteilen in:

A) Epilophische Bildungen,
  a) kalkhaltige Tiefseeschlamme,
    1. Globigerinenschlamm,
    2. Pteropodenschlammm,
  b) kieselhaltige Tiefseeschlamme,
    3. Diatomeenschlamm,

1) In den Faecesballen planktonischer „Skelettsammler" sind sie davor am besten geschützt (Lohmann).

Digitized by Google

B) Abyssische Bildungen,

4. Roter Tiefseeton,

5. Radiolarienschlamm.

Die epilophischen Sedimente sind nach Krümmel, dessen Ausführungen wir uns im folgenden fast wörtlich anschließen wollen, hauptsächlich ein Erzeugnis der Kalk- und Kieselgehäuse- oder -gerüste verschiedener Planktonten, tierischer sowohl wie pflanzlicher. Unter den kalkigen Ablagerungen tritt der Globigerinenschlamm (Fig. 356) an die erste Stelle: sein Gesamtareal ergibt sich zu rund 105 Millionen qkm oder 29,2% der ganzen Meeresfläche. Sein Hauptgebiet aber ist der Atlantische Ozean, wo er mit etwas über 44 Millionen qkm entfaltet ist und alle anderen Sedimente in den Schatten stellt. Im Indik beherrscht er 31 Millionen, dagegen tritt er auffallend zurück im Pazifik, von dessen Riesenfläche nur 30 Millionen ihm gehören.

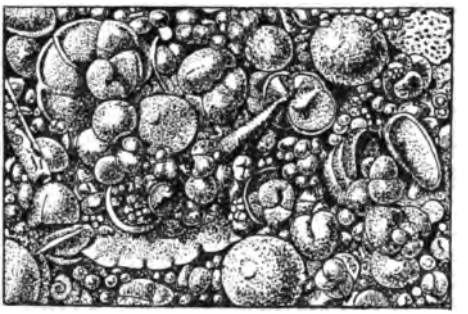


Fig. 356. Globigerinenschlamm. (Nach Murray und Renard aus Krümmel.)

Selbstverständlich haben wir uns nicht vorzustellen, daß der Globigerinenschlamm lediglich aus den Resten der Plankton-Foraminiferen ohne jedwede Beimengung besteht. Murray und Renard nennen so alle jene Sedimente, die mindestens einen Kalkgehalt von 30% aufweisen, und in denen die pelagischen und nicht die bodenbewohnenden Globigerinen vorherrschen. Neben ihnen können sich noch Reste pelagischer Mollusken (Pteropoden und Heteropoden) sowie Crustaceen (Ostracoden) befinden. Lohmann fand in den obersten Schichten des atlantischen Globigerinenschlammes eine ziemliche Anzahl von Panzern sehr zarter Diatomeen (*Rhizosolenia, Chaetoceras, Bacteriastrum*). Coccolithen wurden in allen Proben gefunden, an manchen Stellen in solcher Menge (68% des Gesamtgewichtes, 71% des Gesamtvolumens), daß man eigentlich besser von einem Coccolithenschlamm sprechen sollte. Nachdem schon Ehrenberg im Jahre 1836 und Gümbel im Jahre 1870 gezeigt hatten, daß manche Kreide- und Kalksteine fast ausschließlich aus Coccolithen gebildet werden, hat in neuerer Zeit Voeltzkow nachgewiesen, daß eine Anzahl von Riffkalken der Inseln des Indik so ausschließlich aus Coccolithen bestehen, daß sie direkt als Coccolithenkalke bezeichnet werden könnten.

Digitized by Google

Von der benthonischen Fauna kommen noch Reste bodenbewohnender Foraminiferen (nicht über 3%), Echinodermen, Mollusken, Korallen usw. hinzu, die aber zusammen im Durchschnitt nur 9% des Sedimentes liefern. Auch die organische Substanz des Globigerinenschlammes ist nicht bedeutend. Interessant ist der Nachweis von Fetten, die in Gestalt von blendend weißen Knöllchen auftreten ($^1/_{1000}$ des Sedimentes) und durch siedenden Alkohol ausgezogen werden können. Wir kommen im folgenden noch auf diesen Gegenstand zurück.

Fig. 357. Pteropodenschlamm.
(Nach Murray und Renard aus Krümmel.)

Der Pteropodenschlamm (Fig. 357) ist nur eine gewissen tropischen und subtropischen Rücken eigene Abart des Globigerinenschlammes. An seiner Bildung beteiligen sich die Schalen der Pteropoden (*Limacina*, *Clio*, *Cavolinia*) und Heteropoden (*Carinaria*, *Alanta*). Der Pteropodenschlamm umrahmt viele tropische Inselbänke und -brücken in Tiefen von 1000 bis 2700 m; in größeren Tiefen halten sich die meist etwas delikaten Schalen nicht mehr — dann ist der Globigerinenschlamm wieder typisch und allein da.

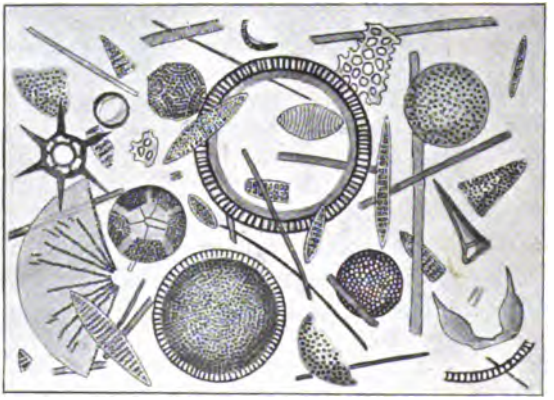


Fig. 358. Diatomeenschlamm
(Nach Chun aus Krümmel.)

So handelt es sich beim Pteropodenschlamm immer nur um geringe Areale, die zusammen kaum $1^1/_2$ Millionen qkm erreichen.

Der Diatomeenschlamm (Fig. 358) ist, wie früher schon erwähnt wurde, überwiegend eine Bildung der höheren Breiten beider Hemisphären.

Ein geschlossener Gürtel dieses Sedimentes umgibt den Erdball

Digitized by Google

in den höheren Südbreiten mit einem Areal von fast 22 Millionen qkm. Am schmalsten ist er südlich von Amerika, am breitesten anscheinend im Indik. Insgesamt nimmt der Diatomeenschlamm ein Areal von rund 23 Millionen qkm oder 6,4% der irdischen Meeresböden ein.

Die abyssischen Sedimente werden wesentlich durch den roten Tiefseeton gebildet, der in typischen Proben fast ganz ohne Planktonreste bleibt, wo aber doch solche vertreten sind, die kalkigen Teilchen ausschließt und nur die kieseligen duldet. So fand Lohmann im roten Ton aus dem Atlantik gar nicht selten eine dickschalige, große Diatome, *Coscinodiscus radiatus*. Die Entstehung des roten Tones ist noch nicht vollkommen aufgedeckt. Nach einer Ansicht, die manches für sich hat, wird er als das letzte Zersetzungsprodukt des pelagischen Sedimentmateriales angesehen. Er bedeckt insgesamt etwas über 130 Millionen qkm, also 36,1% des ganzen Meeresbodens und tritt damit an die erste Stelle unter allen ozeanischen Bodenablagerungen. Seine Hauptverbreitung liegt zwischen 50° s. u. n. Br. Beherrschend ist seine Stellung auf der Wasserhalbkugel der Erde, während der Globigerinenschlamm über die Meere der Landhalbkugel dominiert.

Fig. 359. Radiolarienschlamm aus dem Indischen Ozean. (Nach Krümmel.)

Lediglich eine Abart des Tiefseetones stellt der Radiolarienschlamm dar (Fig. 359).

Er verdankt seinen Namen der reichlichen Beimengung (mehr als 20%) von kieselhaltigen organischen Resten, bestehend aus den Gehäusen von Radiolarien, Spongiennadeln und Diatomeenkapseln; nur die Skelette der *Acantharia* fehlen vollständig, weil sie aus Coelestin bestehen, das ähnlich wie Chitin im Seewasser rascher Auflösung unterliegt. Die geographische Verbreitung des Radiolarien-

Digitized by Google

schlammes ist beschränkt; er bedeckt etwas über 12 Millionen qkm oder 3,4% der ozeanischen Bodenfluren.

Im Atlantik fehlt er anscheinend gänzlich, im Indik besitzt er eine kleine Fläche um die Kokos- und Weihnachtsinseln. Nur im Pazifik beherrscht er, wie es scheint, ein ausgedehntes Areal.

Anknüpfend an die Voeltzkowschen Funde von Coccolithenkalken im indischen Inselreich müssen wir uns die Frage vorlegen, wie weit den modernen eupelagischen Sedimenten entsprechende Ablagerungen in den Gesteinen der heutigen Festlandsmasse vertreten sind.

Unter den eupelagischen, fossilen Sedimentformationen steht die Kreide obenan. Schon 1858 bezeichnete Huxley den Globigerinenschlamm als die moderne Kreide und als „Nachkommen der Kretazeischen in gerader Linie", als einen Erben, der sich im alten Besitzstande in den Ozeanen gehalten habe. Wyville Thomson und Zittel haben die Kreide wenigstens als äquivalent oder doch nahe verwandt mit dem heutigen Globigerinenschlamm anerkannt. „Zittel hebt zwar hervor, daß in der europäischen Kreide die keilförmigen, zweizeilig gekammerten Textularien in derselben Weise vorherrschen wie die Globigerinen im modernen Sediment, daß aber beiden Formationen nicht weniger als 19 Arten gemein sind, die also wie in der Kreide noch heute am Grunde des Meeres abgelagert werden.... Wenn dem modernen Sediment dafür als sekundäre, aber wichtige Beimengungen die kieselhaltigen Diatomeen, Radiolarien und Spongienstacheln eigen sind, so fehlen diese der weißen Schreibkreide meistens nur darum, weil sie nachträglich in Gestalt der Feuersteine in bestimmten Horizonten ausgeschieden sind, wie es auch englische Kreidelager gibt, die keine Feuersteine, aber bis zu 38% kolloidale Kieselsäure enthalten" (Krümmel).

Immerhin gibt das Vortreten der Textularien und Rotalien in der Kreide, also jener Foraminiferen, die heute wenigstens nicht planktonisch leben, sondern benthonische Seichtwasserformen darstellen, zu denken, und wir werden vielleicht mit Krümmel die fossile Kreide doch nicht als direkten Vorfahr unseres Globigerinenschlammes zu betrachten haben, sondern, um in Huxleys Ausdrucksweise zu bleiben, vielleicht als Angehörige einer inzwischen ausgestorbenen Seitenlinie, die vielleicht die Nebenmeere beherrschte.

Hier schließen sich die von Murray von der Insel Malta beschriebenen, der aquitanischen Stufe des Oligozän angehörigen Kalksteine an, die hauptsächlich aus pelagischen Globigerinen gebildet sind, von denen fast 40% noch heute im Mittelmeer leben, sowie die pliozänen Foraminiferenkalke Siziliens und Kalabriens.

Digitized by Google

Auffallend ist, daß eupelagische Sedimente in den Gesteinen der heutigen Kontinente recht spärlich zu finden sind, was zur Theorie von einer sogenannten Permanenz der Ozeane führte. Darnach ist die heutige Tiefsee schon seit langen geologischen Perioden Tiefsee gewesen und hat seit ihrer Entstehung ihren Platz auf der Erdoberfläche nicht wesentlich verschoben, noch wird sie das künftig tun.

Wesentlich anderer Natur als die marinen Sedimente sind die Bodenablagerungen in unseren Süßwasserbecken. Da in den Skeletten der Süßwasserplanktonten Kalk sich fast nie vorfindet, stammen auch eventuelle Kalkablagerungen im Süßwasser nie von Limnoplanktonten, sondern lediglich von Bodentieren und -pflanzen, Algen und Mollusken (Kalkmergel). Dagegen geben die absinkenden Planktondiatomeen vielfach Anlaß zur Bildung der Diatomeenerde. In den baltischen Seen scheinen sie überall den Boden zu erreichen, wenn sie absinken, und bilden dann in einzelnen derselben kolossale Kieselsäureablagerungen. In vielen anderen Seen haben sich indessen keine Skelette am Boden nachweisen lassen. Die als „Diatomeenkiesel" abgelagerten Diatomeen sind unter dem Namen Tripel oder Polierschiefer in der Industrie als Putzmittel und bei der Dynamitfabrikation in Verwendung. Der Untergrund von Berlin besteht z. B. zum Teil aus solchen Lagern von brackischen und Süßwasserdiatomeen.

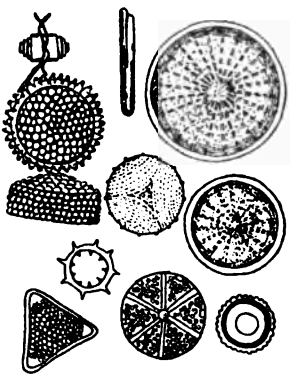


Fig. 360 Diatomeen aus Guano von Afrika (Saldanha-Bay). (Nach Zittel.)

Ebenso ist die bekannte Kieselguhr, jenes schneeweiße, wie feines Mehl sich anfühlende Pulver, welches oft massenhaft in Sümpfen und seichten Seen angetroffen wird, als Poliermittel geschätzt, ja in früheren Zeiten als Substitut des Mehles — gegessen worden. Eine traurige Berühmtheit hat das Bergmehl von Degernfors an der Grenze Lapplands in Schweden während der Hungersnot von 1832 erlangt, da dasselbe massenhaft mit etwas Mehl untermischt zu Brot verbacken und gegessen wurde (Zittel). Doch handelt es sich hier wohl größtenteils um Benthosformen. Echte Planktonformen hat man dagegen im Guano (Fig. 360) aufgefunden; es sind das marine Diatomeen, welche durch die Eingeweide der den Guano absetzenden Vögel und vorher durch die Fische und andere Seetiere, von welchen sich diese Vögel nähren, durchgegangen sind, und deren Kenntnis zur Bestimmung der Ursprungsstätte dieses Dungmittels von merkantilischer Wichtigkeit ist, da dessen Güte je nach der geographischen Lage dieser Stellen sehr

Digitized by Google

wechselt: der peruvianische Guano enthält gewisse Arten, welche nicht in dem neuseeländischen vorkommen, der afrikanische andere als der norwegische usw. (Zittel).

Eine reine Süßwasserablagerung ist die sogenannte Gytje (Fig. 361). Wir verstehen darunter nach Holmboe eine Erdart der norwegischen Torfmoore, die hauptsächlich aus Abfallsprodukten des Planktons besteht; sie bildet sich am reichlichsten und in ihrer am meisten typischen Form in seichten Seen mit geringem Wasserzufluß und ruhigem Wasser. Exkremente und andere Abfallsprodukte des tierischen Planktons werden nach und nach auf dem Boden abgesetzt; besonders die Crustaceen spielen dabei eine hervorragende Rolle. Kieselpanzer der Diatomeen, Chitinreste der Krebschen, der Insekten usw. machen oft einen großen Teil der Gytje aus. Viel spärlicher kommen Reste der grünen Algen des Planktons in den fossilen Gytjen

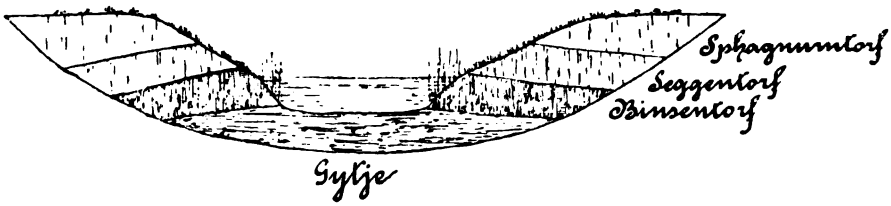


Fig. 361. Lagerung der Gytje in einem See. (Nach Holmboe.)

vor (Desmidiaceen). Die Myxophyceen und Peridineen scheinen vollständig destruiert zu sein.

Die Gytje ist eine weiche, zähe, in nassem Zustande oft gelatinöse Masse von grüngrauer, seltner brauner oder braunroter Farbe; oft ist sie geschichtet (Papiergytje), was von einer regelmäßigen Periodizität während der Ablagerung zu zeugen scheint, die wieder mit der jährlichen Periodizität des Planktons in Beziehung zu bringen wäre.

Nach Wesenberg-Lund können wir folgende Arten von Gytje unterscheiden:

1. Diatomeengytje; die reinste Diatomeengytje stellt die früher schon erwähnte Diatomeenerde oder Kieselguhr dar.

2. Myxophyceengytje, die in fossilem Zustande aber nur schwer zu erkennen ist.

3. Chitingytje.

In den Mooren ist die Gytjeschicht nur wenige cm mächtig, in seltenen Fällen, meist mitten im Becken, bis 3 m tief.

In sehr flachen und warmen Seen erreichen nun aber auch noch die organischen Bestandteile des toten Planktons den Seeboden, wo sie sich als eine grauweiße, flockige, übelriechende Schicht nachweisen

Digitized by Google

lassen, die unter anderen auch die Veranlassung für das Auftreten von Fäulnisgasen ist. All diese Abfallmassen werden nun von Benthostieren, die in ihnen leben, einem von Wesenberg-Lund ausführlicher geschilderten Exkrementierungsprozeß unterworfen, behalten aber immer noch einen ausgeprägt fettigen Charakter; solche Überbleibsel der im Wasser lebenden pflanzlichen und tierischen Organismen und ihrer Exkremente nennen wir Faulschlamm oder Sapropel. Die Sapropelbestandteile in den Sapropelgesteinen aber werden von Potonié und anderen als die Urmaterialien der Petrolea angesehen. Es sind alltägliche und ständig zusammenwirkende Umstände, welche die hinreichenden Mengen dieser Urmaterialien schaffen. Engler hatte daraufhin eine Planktonalge, *Polycystis flos aquae*, untersucht, die in der Havel alljährlich als Wasserblüte eine hervorragende Rolle spielt. Die Untersuchung ergab, daß in der trockenen Masse dieser Alge rund 22% Fett vorhanden war, das bei Druckdestillation Petroleumöle ergab.

Wenn wir überhaupt an der Anschauung von der organischen Entstehung der Erdöle festhalten (an eine Entstehung aus anorganischer Materie dachten Humboldt, Berthelot, Mendelejew, Sabatier u. a.), wäre durch dieses Experiment der Beweis geliefert, daß an ihrem Zustandekommen nicht nur tierische, sondern auch pflanzliche Organismen beteiligt sind. Nach der Hypothese von Krämer und Spilker sind sogar im wesentlichen Organismen der Pflanzenwelt (Diatomeen) als Muttersubstanzen des Petroleums zu betrachten.

Die Tatsache, daß es so oft Meeres- oder Brackwasserorganismen sind, die in den Sapropelgesteinen vorkommen oder sie begleiten, weist darauf hin, daß die meisten derselben nur an der Meeresküste entstanden sein können, und zwar offenbar an ruhigen Stellen des Strandes. Einen Fingerzeig in dieser Richtung geben uns die Salinen. Bei der Salzgewinnung werden ja hauptsächlich dreierlei Dinge sortiert: das Wasser, das verdunstet, das darin gelöste Salz, das sich in den Salzbeeten niederschlägt, und überdies die organische Substanz, die sich in den Gräben und Wasserreservoirs ansammelt, die Tonerde pechschwarz färbt und ihr ein teerartiges Aussehen verleiht. Car sprach schon vor längerer Zeit die Vermutung aus, daß ein solches Ansammeln von organischen Substanzen in der Tat dazu führen könne, daß sich aus ihnen innerhalb längerer Zeiträume Petroleum bilde, und daß „hauptsächlich das Plankton des Meeres die hervorragendste Rolle bei der Entstehung von Petroleumlagern spiele." Car stellte ferner fest, daß infolge der raschen Verdunstung starke Strömungen immer neue Mengen von Meerwasser und Plankton in die Lagunen bringen.

Digitized by Google

Die Planktonten aber gehen infolge des zu großen Salzgehaltes schon frühzeitig zugrunde. Sie werden mazeriert, ohne sich infolge der sehr starken Salzkonzentration zu zersetzen. Die Skelette sinken frühzeitig ab und bleiben zurück, und nur die organische Substanz wird vom Wasser weitergetragen und setzt sich in unmittelbarer Landnähe ab. Später können sich dann aus diesen angesammelten organischen Substanzen durch trockene Destillation Kohlenwasserstoffe entwickeln, aus denen das Petroleum besteht.

So wird nun auch das so häufige Zusammenauftreten von Petroleum und Salz verständlich, wo die Muttergesteine der Petrolea, die Sapropelgesteine, hauptsächlich und in größeren Massen gebildet werden (Kaspisee).

Ungleich leichter als beim Erdöl war bei der Kohle der Nachweis organischer Herkunft. Es ist nun für uns von größtem Interesse, daß die feinste englische Kohle (Cannelkohle) auf Dünnschliffen Strukturen zeigt, die den Planktonalgen gleichen. So dürfte es nicht zu gewagt sein, wenn wir annehmen, daß auch diese Kohlen aus Organismen hervorgegangen sind, die im freien Wasser gelebt haben.

Der organische Faulschlamm, die Sapropelgesteine, Erdöl und Cannelkohle würden die einzelnen Etappen einer höchst wechselvollen, für den Haushalt der Natur wie des Menschen höchst bedeutungsvollen Wanderung der organischen Substanz des Planktons bezeichnen.

* * *

Wollen wir nun den gesamten Stoffwechsel, wie er sich im freien Wasser vollzieht, einer genaueren Analyse unterziehen, so haben wir uns zunächst zu vergegenwärtigen, daß der Gehalt des Wassers an organischen Stoffen aus zwei Hauptkomponenten besteht: aus geformten und gelösten Stoffen.

Von den ersteren interessiert uns hier das Plankton, das wir in die für den Stoffwechsel im Wasser bedeutungsvollen Untergruppen zerteilen, die Produzenten (= Phytoplankton) und die Konsumenten (= Zooplankton).

Die nächste Frage wird füglich die sein nach der chemischen Zusammensetzung der wichtigsten Komponenten derselben.

Wegen des hohen Wassergehaltes sind wir natürlich zunächst darauf angewiesen, die Trockensubstanz zu bestimmen, und es zeigt sich da bei den wichtigsten Konsumenten, den Copepoden, folgendes:

Auf 1 gr Trockensubstanz kommen 162000 marine Copepoden od. 50000—124000 Süßwassercopepoden.

Digitized by Google

Die chemische Analyse von 1 gr Copepoden-Trockensubstanz ergibt nach Brandt:

Eiweiß	59,0
Chitin	4,7
Fett	7,0
Kohlehydrate	20,0
Asche	9,3
	100,0

Dazu ist zu bemerken, daß nach Rosenfeld die Mengen von Kohlehydraten etwas zu groß, die von Fett etwas zu niedrig (12,47 tatsächlich) angegeben sind.

Die chemische Analyse zweier Süßwassercladoceren zeigt nach Knauthe:

für *Sida*		für *Bosmina*	
Eiweiß	57,3	Eiweiß	72,4
Fett	7,6	Fett	8,2
Asche	21,5	Asche	17,4

Ferner enthalten „Wasserblütenalgen" des Süßwassers:

Eiweiß	13,0
Fett	1,3
N-freie Extraktstoffe	39,0
Rohfaser	41,5
Asche	5,2

Die chemische Analyse der Trockensubstanz der Peridineen (vorwiegend *Ceratium tripos*) zeigt:

Eiweiß	13	
Fett	1,3—1,5	
Kohlehydrate	80,5—80,7	(davon etwa die Hälfte Chitin)
Asche	5,0	

Endlich ist die durchschnittliche Zusammensetzung der Trockensubstanz der Diatomeen (besonders *Chaetoceras*):

Eiweiß	10—11,5	44—45,5
Fett	2,5	
Kohlehydrate	21,5	
Asche	66—64,5	(davon 50—58,5 SiO_2)

1 l Seewasser enthielt bei einer Analyse in der Gesamtmenge der Organismen, die in ihm lebten, Kohlenstoff, und zwar:

1.	in Form von Eiweiß	0,00129 mg
2.	„ „ „ Kohlehydraten und Fetten	0,00255 „
	Kohlenstoff im ganzen	0,00384 mg

Digitized by Google

Die Menge des Stickstoffs in den Organismen betrug 0,00039 mg pro Liter.

Setzen wir 1 gr Trockensubstanz = 675000000 Diatomeen = 42—65000000 Peridineen = 300—500000 Copepoden, so entsprechen 1000 Diatomeen = 62—95 Peridineen = 0,4—0,7 Copepoden.

Die Trockensubstanz der Diatomeenindividuen besitzt aber einen so hohen Aschengehalt, daß das Verhältnis, auf aschefreie Substanz bezogen, sehr zu ungunsten der Diatomeen ausfällt.

Nach ihrem Gehalt an organischer Substanz verhalten sich die erwähnten 3 Organismengruppen in der oben angegebenen Reihenfolge wie 34,8 : 94,8 : 90,7. Das Verhältnis ist also, wenn man nur den Gehalt an organischer Substanz ins Auge faßt: 2880 Diatomeen = 65—101 Peridineen = 0,44—0,77 Copepoden oder: 1 Copepode = 135 Peridineen = 1687 Diatomeen, 1 Peridinee = 12,5 Diatomeen.

Dieselbe Zahlenreihe auf aschefreie Substanz bezogen, fällt folgendermaßen aus:

1,1% Copepoden = 142 Peridineen = 4848 Diatomeen,
1 Peridinee = 34% Diatomeen.

Wir haben früher schon das Plankton bezüglich seines Nährwertes, seines Gehaltes an organischer Substanz mit einer Wiese in Vergleich gezogen. Dehnen wir diesen Vergleich nun noch weiter auf den Chemismus des Planktons oder der einzelnen Planktonorganismen und der Landpflanzen aus, so ergibt sich:

	Eiweiß %	Fett %	Kohlehydrate %	Asche %
Fettweide	20,6	4,5	64,6	10,1
Herbstplankton	20,2—21,8	2,1—3,2	60—68,9	8,5—15,7
Lupine	20,6	2,6	72,0	4,6

Der Nährwert des Herbstplanktons kommt somit nach Brandts Berechnungen den besten Futterarten Deutschlands sehr nahe. Ein Vergleich der Peridineen (vorwiegend *Ceratium*) mit Heu und Stroh lehrt folgendes:

	Eiweiß %	Fett %	N-freie Extraktstoffe %	Rohfaser %	Asche %
Wiesenheu, weniger gut	8,7	1,7	44,5	39,1	5,8
Roggenstroh	3,5	1,5	38,8	51,3	4,7
Peridineen	13,0	1,3	39,0	41,5	5,2
Wiesenheu, gut (Mittel von mittelgutem und sehr gutem Heu)	13,6	3,2	48,2	26,8	8,2
Roggengrünfutter	12,0	3,3	51,6	27,0	5,8

Digitized by Google

Die chemische Zusammensetzung der Peridineen weicht demnach von der auf dem Lande produzierter Futterpflanzen nicht unwesentlich ab. Der Fettgehalt ist sehr gering, der an Kohlehydraten (Rohfaser) sehr bedeutend. Darin ähnelt die Peridineenzusammensetzung der von Stroh oder weniger gutem Wiesenheu. Andererseits haben aber die Peridineen einen so hohen Eiweißgehalt wie gutes Wiesenheu oder wie Grünfutter von Roggen. Es stehen somit die Peridineen in bezug auf den Eiweißgehalt den besseren Futtersorten nahe, in dem hohen Gehalt an Rohfaser und dem geringen Fettgehalt schließen sie sich den minderwertigen Futterarten an. Die Rohfaser wird aber bei den Peridineen in weniger kompakter Form den Planktonzehrern geboten, als es bei den Landtieren mit Stroh und Heu der Fall ist.

Der hohe Kieselgehalt der Diatomeen läßt keinen direkten Vergleich mit Futterpflanzen zu, wir müssen daher die aschefreie Substanz des Diatomeenplanktons mit ebenfalls aschefreien Futterpflanzen in Vergleich ziehen; dann zeigt sich:

	Eiweiß %	Fett %	Kohlehydrate %
Futterwicke, sehr gut	26,6	3,0	70,0
Fettweide	23,0	5,0	72,0
Lupine, gut (Mittel von mittelgutem und sehr gutem Lupinengrünfutter)	25,5	2,8	71,6
Lupine, sehr gut	29,3	2,8	67,8
Erbsen	27,2	2,3	70,4
Diatomeen	28,7	8,0	63,2

Durch sehr hohen Gehalt an Fett und durch Armut an Kohlehydraten unterscheidet sich also die aschefreie Trockensubstanz der Diatomeen von der der Futterpflanzen.

Endlich möge die chemische Zusammensetzung der marinen Planktontiere mit der anderer Meerestiere in Vergleich gesetzt werden:

% Trockensubstanz (100°)	Eiweiß %	Chitin %	Fett %	Kohlehydrate %	Asche %
Hering	56,42	—	35,85	—	7,02
Lachs	60,49	—	35,62	—	3,89
Flunder	87,61	—	4,38	—	8,00
Dorsch	91,08	—	1,86	—	7,60
Hummer	79,80	—	10,13	0,16	9,41
Taschenkrebs	78,87	—	7,69	3,75	9,60
Planktoncopepoden	59,00	4,7	7,00	20,00	9,30
Auster	46,80	—	9,50	28,10	16,00
Miesmuschel	54,86	—	7,07	26,00	12,00

Digitized by Google

Aus dieser Zusammenstellung ersehen wir, daß Eiweiß und Fett der Copepoden, Austern und Miesmuscheln ähnliche Werte zeigt. Freilich wechseln die Werte je nach der Jahreszeit nicht unerheblich.

Dementsprechend wird sich auch die chemische Zusammensetzung der Hauptkonsumenten des Planktons, der Fische, nach Zeit und Ort ändern. Einschneidende Unterschiede bedingt bei letzteren vor allem das Alter insofern, als jüngere, wüchsige Stücke mehr Muskelfleisch, ältere dagegen größere Quantitäten von Fett ansetzen. So steigert sich der Fettgehalt der Heringe von 12,9% in der Jugend bis auf 35,85% im Alter. Die örtlichen Verschiedenheiten mögen die folgenden analytischen Daten beleuchten, die wir ebenfalls dem Knautheschen Buche entnehmen:

	Rohprotein	Fett
Junge Hechte aus der Elbe	20,2	0,4
„ „ „ „ Donau	19,6	0,4
„ „ „ den Reisfeldern Ungarns	17,2	2,8
„ „ „ Dorfteichen	16,4	2,9
Karpfen, ca. 1½ kg schwer, aus norddeutschen Seen	23,0	1,0
Donaukarpfen, ca. 1½ kg schwer	22,4	1,2
Karpfen aus steirischen Seen, ca. 1½ kg schwer	23,2	1,1
„ von Reisfeldern, ca. 1½ kg schwer	19,2	4,4
„ aus Dorfteichen	19,6	5,8

Auffallend ist hier der hohe Fettgehalt der in Dorfteichen gehaltenen Karpfen. Gerade in Dorfteichen ist aber auch die Planktonproduktion, wie wir wissen, am größten. Knauthe bringt diesbezüglich folgende Zahlen; es liefern:

Sehr magere Teiche	150—175	gr	organ.	Substanz	pro	cbm
Magere Teiche	175—200	„	„	„	„	„
Mittlere Teiche	200—250	„	„	„	„	„
Gute, bzw. gedüngte Teiche	300—800	„	„	„	„	„
Sehr gute Teiche	1000—2000	„	„	„	„	„
Dorfteiche	2500—8000	„	„	„	„	„

Durch noch bedeutendere Fettansammlungen sind bekanntlich die Riesen des marinen Pelagials ausgezeichnet, vor allem die Wale. Ihre Nahrung besteht, wie früher gezeigt wurde, hauptsächlich aus *Clio borealis*, *Limacina arctica* und *Thysanopoda inermis*.

In der Trockensubstanz der *Limacina* fand Rosenfeld

7,3% Fett und 50,7% Eiweiß,
frisch etwa 0,7% „ „ 5 % „

Das ist jedenfalls ein sehr mageres Futter.

Digitized by Google

Ferner käme noch indirekt in Betracht der Fettgehalt von folgenden Organismen:

Noctiluca miliaris	mit	0,67%
Crustaceenplankton	„	14,15%
Diatomeen	„	4,29%
reines *Coscinodiscus*-Plankton .	„	4,21—4,47%
Pluteus und junge Seeigel .	„	10,35%
rein tierisches Plankton . .	„	16,40%
Copepodenplankton	„	12,47%
junge Heringe	„	12,90%

Es ist offenbar der Natur möglich, mit verhältnismäßig fettarmem Futter ungeheuere Fettanhäufungen zu erzielen. Dabei ist nur unerläßlich, daß davon in ausreichendem Überfluß genossen werde. Ebenso kann das fettreichste Futter, wenn es in kleinen Dosen dargereicht wird, keinen Fettansatz erzielen. Im allgemeinen ist eine gewisse Abhängigkeit zwischen Nahrungsfett und Depotfett nicht zu verkennen. Bei den Tieren kann nur die synthetische Bildung des Fettes aus Kohlehydraten der Pflanzen und allenfalls der Tiere in Frage kommen oder die Deposition des Pflanzenfettes. Für die Pflanzen handelt es sich noch um den Aufbau von Fett aus den Grundstoffen. Suchen wir daher nach der ersten Entstehung, nach der Urquelle des Fettes im Meere wie im Süßwasser, so haben wir die Pflanzen des Planktons, vor allem die Diatomeen als diejenigen Organismen zu betrachten, die mit ihrem Fettgehalt von 4,5% das „Urfett“ zu liefern vermögen.

* * *

Wir haben bisher unter den organischen Stoffen, die im Stoffwechsel des Wassers eine Rolle spielen, nur den einen der beiden Hauptkomponenten, die geformten Stoffe in Betracht gezogen und nach Analogie der Organismen des Geobios als feststehend angenommen, daß auch die Tiere des Hydrobios ihre gesamte Nahrung in letzter Linie der Produktion der Pflanzen verdanken, die wieder die zu ihrem Aufbau nötigen Substanzen „nach dem Gesetz des Minimums“ dem Wasser entnehmen. So glaubten wir einen Gleichgewichtszustand annehmen zu dürfen, „in dem die Summe aller Prozesse, die in entgegengesetztem Sinne verlaufen, etwa gleich Null wird oder doch nur sehr wenig, und zwar periodisch wechselnd, bald positiv, bald negativ ist.“

Die Frage nun, wodurch die Planktonproduktion beschränkt ist, warum vor allem die warmen Meere planktonärmer sind als die kalten,

Digitized by Google

versuchte zuerst Brandt auf Grund seiner früher besprochenen Lehre von der Bedeutung der im Minimum im Wasser vorhandenen notwendigen Stoffe sowie seiner „Stickstoffbakterienhypothese" zu lösen. Wir haben sodann gehört, daß Nathansohn zur Lösung des Problems einen ganz anderen Weg einschlug: für ihn sind die Wasserbewegungen für die Produktion des Phytoplanktons von größter Bedeutung. „Die Meeresgebiete und die Jahreszeiten mit intensiver Wassermischung sind die planktonreichen, die übrigen sind mehr oder weniger planktonarm; wir finden überall da intensives Pflanzen- und folglich auch Tierleben an der Oberfläche des Meeres, wo Zufluß von Wassermassen stattfindet, die dem Phytoplankton nicht oder nicht unmittelbar vorher zur Nahrung gedient haben. Die Wassermassen können ebenso von der Küste herstammen als auch aus der Tiefe, wo sie dem Lichte entzogen waren und infolgedessen keine Pflanzensubstanz produzieren konnten. Bewegt sich das Wasser aber einige Zeit an der Oberfläche, so wird es verhältnismäßig rasch pflanzenarm, und zwar weniger durch Erschöpfung der Nährstoffe als infolge herabgesetzter Produktionsgeschwindigkeit, die der intensiven Zerstörung der Pflanzensubstanz nicht das Gleichgewicht halten kann."

Die Ideen, die Pütter kürzlich bezüglich des Stoffwechsels im Meere darlegte, mögen nun noch kurz zur Sprache kommen.

Pütter findet es auffallend, daß bei nicht wenigen Tieren des Planktons sowohl wie des Meeresgrundes nur selten und dann spärliche Nahrungsreste im Magen aufgefunden wurden. Bei dem geringen Interesse, das bis vor kurzem noch dieser wichtigen „Magenfrage" des Hydrobios von seiten der Biologen entgegengebracht wurde, können wir heute aber, wie ich glaube, kaum abschätzen, was dabei als Regel, was als Ausnahme zu betrachten ist; es schien mir jedenfalls angezeigt, die im vorstehenden gegebene Trophologie des Planktons ausführlicher zu bringen, als ursprünglich beabsichtigt war. Nur für einen Zooplanktonten, den *Leptocephalus*, scheint erwiesen zu sein, daß er während der ganzen Verwandlungsperiode, d. i. fast ein Jahr lang, keine Nahrung zu sich nimmt. Hand in Hand damit geht aber auch eine Verminderung der Körpergröße.

Gewichtiger sind die Angaben Pütters, daß viele Planktonzehrer, wären sie lediglich auf geformte Nahrung angewiesen, ihren Nahrungsbedarf aus dem umgebenden Wasser gar nicht decken könnten. *Suberites domuncula*, ein Schwamm von ca. 60 ccm Volumen, müßte in einer Stunde 242 Liter Meerwasser, d. i. das 40000fache seines eigenen Volumens, aller Planktonorganismen berauben, wenn er daraus allein seinen Nahrungsbedarf decken wollte. Nun wird der

Digitized by Google

schon früher (S. 41) erwähnte Nachweis zu erbringen gesucht, daß speziell das Meerwasser weit mehr Nährstoffe in Lösung enthält, als früher angenommen wurde, und um. ein Vielfaches mehr, als in einem Wasservolumen davon in Form von Organismen enthalten ist. In gelöstem Zustande enthält z. B. ein Liter Seewasser 92 mg C, d. h. 24000 mal mehr Kohlenstoff, als im gleichen Volumen in Organismen enthalten ist. „Durch diese Gegenüberstellung wird schon ein gerechter Zweifel gegen die Richtigkeit der Annahme begründet, daß die Organismen selbst, in letzter Linie also die Algen, die einzige Quelle der Nahrung für die Wassertiere seien." Ähnliches gilt vom Stickstoff. Es kämen etwa „auf 0,122 mg Algenstickstoff 380 mg Stickstoff gelöst in ausnutzbarer Form, d. h. die 3130 fache Menge, und auf 0,248 mg Stickstoff in Organismen 360 mg gelöste komplexe Stickstoffverbindungen, d. h. die 1450 fache Menge. Danach könne für Kohlenstoff und Stickstoff nicht behauptet werden, daß sie im gewöhnlichen Sinne „im Minimum" vorhanden wären, und damit wird die Frage nach den Grenzen der Produktion im Meere von neuem einer Diskussion bedürftig.

Die Entdeckung der erstaunlichen Kohlenstoffmengen[1]), die gelöst im Meere vorhanden sind, und durch Meisingers Kohlenstoffbestimmung auf nassem Wege der Untersuchung zugänglich wurden, führt zur Frage nach der Herkunft der gelösten organischen Stoffe im Meere. Pütter beantwortet die Frage dahin: die gelösten Kohlenstoffverbindungen des Meeres sind die Produkte des Betriebsstoffwechsels der Meeresorganismen, speziell der Algen und Bakterien.

Pütter kommt zu dem Resultate, daß das Meer für sehr viele Tiere eine Nährlösung darstellt, aus deren unerschöpflichem Reservoir sie beständig ihre Nahrung entnehmen — genau so wie die Pflanzen, ähnlich wie die tierischen Parasiten, die sich von den Körperflüssigkeiten ihrer Wirte ernähren. Daß nun tatsächlich Zooplanktonten auch ohne jede geformte Nahrung in einer Nährlösung zu leben vermögen, hat schon im Jahre 1901 Knörrich experimentell an Daphniden festzustellen versucht.

Ein verdünnter Strohaufguß wurde sorgfältig filtriert, darauf durch Aufkochen sterilisiert, zum zweiten Male filtriert und endlich nochmals aufgekocht. In diese gelbliche, ziemlich klare, durchsichtige Flüssigkeit wurden nach dem Erkalten Daphnien gesetzt, die vorher in ungekochtem Wasser sorgfältig abgespült worden waren. Die Tiere befanden sich augenscheinlich sehr wohl in dieser Umgebung, und

1) Bezüglich der Kritik der Pütterschen chemischen Bestimmungen vgl. die Bemerkungen Henzes im Kap. II. 2: Chem. Zusammensetzung d. Wassers (S. 41).

Digitized by Google

ihre lebhaften Bewegungen bewiesen, daß durch keine Störungen ihre Lebensfunktionen behindert wurden; sie erzeugten sogar in dieser Nährlösung Junge. Aus den Versuchen Knörrichs scheint demnach hervorzugehen, daß von Planktonkrebsen gelöste organische Substanzen sowohl aufgenommen als auch verwertet werden können.

Ähnliche Versuche, die zu dem gleichen Resultate führten, stellte kürzlich Wolff mit *Simocephalus* an.

In seiner letzten Arbeit endlich dehnt Pütter seine Untersuchungen auch auf Fische aus, die in Nährlösungen gehalten wurden, und weist nach, daß z. B. Stint, Finte und Karpfen unmöglich ihren Nahrungsbedarf mit geformter Nahrung decken können.

Diese Ergebnisse schließen natürlich die Aufnahme geformter Nahrung nicht aus; wahrscheinlich werden gewisse, lebenswichtige Stoffe in hoher Konzentration oder in bestimmter Bindung den Tieren mit der geformten Nahrung zugeführt.

Wir haben uns bemüht, die bisher über Planktonproduktion und den gesamten Stoffwechsel im freien Wasser vorgebrachten Ansichten möglichst unparteiisch vorzutragen.

Hensen gebührt das Verdienst, die erörterten Fragen als erster aufgeworfen und zu ihrer Lösung das erste brauchbare Material geliefert zu haben; Brandt verdanken wir die ersten biologisch-chemischen Untersuchungen über die Produktionsbedingungen des Planktons. Die Beobachtungen von Gran, Knauthe, Nathansohn, Pütter und Vernon u. v. a. haben unsere Anschauungen über den Stoffwechsel im Meere und Süßwasser wesentlich modifiziert und vertieft. Manche dieser Arbeiten sind erst während der Abfassung des Buches erschienen und wohl nur als vorläufige Mitteilungen zu betrachten. Ein vielversprechender Anfang ist damit gemacht, und wir dürfen hoffen, daß die Untersuchungsergebnisse der nächsten Zeit nicht nur von hohem wissenschaftlichen Interesse, sondern auch von bedeutendem praktischen Werte sein werden.

Literatur.

1. Amberg, O. (s. p. 46 Nr. 1).
2. Andrée, K. Über stetige und unterbrochene Meeressedimentation, ihre Ursachen, sowie über deren Bedeutung für die Stratigraphie. Neues Jahrb. f. Mineral. Geol. Palaeont. Bd. 25. 1908.
3. Apstein, C. (s. p. 97 Nr. 3).
4. Arnold, J. Über die Fischnahrung in den Binnenseen. Verh. 5. Int. Zool. Kongr. (Berlin 1901), 1902.
5. Aurivillius, C. W. S. (s. p. 237 Nr. 1).

Digitized by Google

6. Benecke, W. Über stickstoffbindende Bakterien aus dem Golf von Neapel. Ber. deutsch. bot. Ges. Jahrg. 24. Heft 1. 1907.
7. Birge, E. A. (s. p. 71 Nr. 4).
8. Borgert, A. Über die Dictyochiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 51. 1891.
9. Borgert, A. (s. p. 587 Nr. 2).
10. Brandt, C. Morphologische u. phys. Bedeutung d. Chlorophylls bei Tieren. Mitt. zool. Station Neapel. Bd. 4. 1883 (s. auch Kosmos, Jahrg. 1884).
11. Brandt, C. (s. p. 226 Nr. 8).
12. Brandt, C. (s. p. 186 Nr. 4).
13. Brandt, C. (s. p. 46 Nr. 8).
14. Brandt, C. Über die Bedeutung der Stickstoffverbindungen für die Produktion im Meere. Beihefte botan. Cbl. Bd. 16. 1904.
15. Brehms Tierleben. 3. Aufl. Leipzig, Bibl. Inst., 1893.
16. Brockmeier, H. Süßwasserschnecken als Planktonfischer. Plöner Forschungsber. Bd. 6. 1898.
17. Brook, G. and Calderwood, W. L. Report on the food of the herring. IV. Ann. Report of the fish. Board for Scotland. Edinbg. Append. F. Nr. 6. 1886.
18. Burckhardt, G. (s. p. 71 Nr. 6).
19. Bütschli, O. Einiges über Infusorien. Arch. Mikr. Anat. Bd. 9. 1873.
20. Bütschli, O. (s. p. 332 Nr. 10).
21. Chun, C. (s. p. 273 Nr. 6).
22. Chun, C. Die canarischen Siphonophoren. Abh. Senckenbg. Naturf. Ges. Bd. 16. 1891.
23. Cienkowsky, L. Über Schwärmerbildung bei Radiolarien. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 7. 1871.
24. Claparède, E. Beobachtungen ü. Anat. u. Embryologie wirbellos. Tiere. Leipzig 1863.
25. Coe, W. R. On the development of the Pilidium of certain nemerteans. Transact. of the Connecticut academy of arts and sc. Bd. 10. 1900.
26. Collett, R. Fiske. Norske Nordhavs Expedition 1876—78. Christiania 1880.
27. Cronheim, W. Die Pütterschen Arbeiten ü. d. Ernährung der Wassertiere... Arch. f. Hydrobiol. Bd. 4. 1909.
28. Daday, E. v. Helminthologische Studien. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 14. 1900.
29. Dahl, Fr. (s. p. 507 Nr. 19).
30. Dakin, W. J. Notes on the alimentary canal and food of the Copepoda. Intern. Revue der ges. Hydrobiol. Bd. 1. 1908.
31. Darwin, C. (s. p. 97 Nr. 10).
32. Day, Fr. The fishes of Great Britain and Ireland. London, Williams and Norgate, 1880—84.
33. Doflein, F. (s. p. 46 Nr. 11).
34. Dogiel, V. Beitr. z. K. d. Peridineen. Mitt. zool. Stat. Neapel. Bd. 18. 1906.
35. Dunn, M. Food of Mackerel, Pilchard and Herrings. Bull. H. S. Fish. Commiss. Bd. 5. 1885.
36. Eggeling, H. Dünndarmrelief und Ernährung der Knochenfische. Jen. Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. 43. N. F. Bd. 36. 1907.
37. Ehrenbaum, E. Die Sardelle, Engraulis encrasicholus. Mitt. Sekt. Küsten- u. Hochseefischerei d. Deutsch. Fisch.-Ver. Berlin 1892.
38. Ehrenberg, C. G. Über noch jetzt lebende Tierarten der Kreidebildung. Abh. Akad. Wiss. Berlin 1839.

Digitized by Google

39. Eisig, H. Medusenfressende Fische. Kosmos Jahrg. 8. Bd. 14. 1884.
40. Ekman, S. (s. p. 71 Nr. 15).
41. Fischer, B. (s. p. 120 Nr. 14).
42. Frenzel, J. Biologisches über Dreyssensia polymorpha. Biol. Cbl. Bd. 17. 1897.
43. Frenzel, J. Die Diatomeen u. ihr Schicksal. Naturw. Wochenschr. 1897.
44. Frič, A. u. Vávra, W. (s. p. 533 Nr. 14).
45. Frič, A. u. Vávra, W. (s. p. 289 Nr. 14).
46. Fürth, O. v. (s. p. 172 Nr. 11).
47. Fuhrmann, O. Recherches sur la nourriture de quelques salmonides. Bulletin suisse de pêche et pisciculture. Nr. 6. 1905.
48. Goebel, K. Insektivoren in: Pflanzenbiolog. Schilderungen. 2. T. 1891—93.
49. Graeter, A. (s. p. 227 Nr. 21).
50. Gran, H. H. (s. p. 71 Nr. 21).
51. Guerne, J. de. Nourriture de la sardine. La Nature 1887.
52. Guldberg, G. Über die Wanderungen verschiedener Bartenwale. Biol. Cbl. Bd. 23. 24. 1903—4.
53. Haeckel, E. (s. p. 237 Nr. 7).
54. Haecker, V. (s. p. 227 Nr. 23)
55. Haempel, O. Über die sog. Kauplatte d. Cyprinoiden. Berichte Kgl. Bay. Biol. Versuchsanstalt. München 1907.
56. Hamann, O. Die Mundarme der Rhizostomen. Jen. Zeitschr. f. Nat. Bd. 15. 1882.
57. Hansen, H. J. (s. p. 437 Nr. 21).
58. Hatschek, B. (s. p. 290 Nr. 19).
59. Heincke, F. Der Lebensreichtum des Meeres u. seine Ursachen. Kosmos Jahrg. 8. Bd. 15. 1884.
60. Heincke, F. Naturgeschichte d. Herings. Abhandlungen d. deutsch. Seefischerei-Ver. 2. Bd. 1898.
61. Hensen, V. (s. p. 47 Nr. 18).
62. Hensen, V. Über einige Ergebnisse d. Plankt.-Exp. Sitzungber. Akad. Wiss. Berlin, März 1890.
63. Hensen, V. u. Apstein, C. Die Nordsee-Expedition 1895 d. deutsch. Seefischerei-Ver. Über die Eimenge der im Winter laichenden Fische. Wiss. Meeresunters. N. F. Bd. 2. 1897.
64. Hertwig, R. Der Organismus der Radiolarien. Jena, Denkschr., Bd. 2. 1879.
65. Holmboe, J. Studien über norweg. Torfmoore. Engl. botan. Jahrbücher. Bd. 34. 1905.
66. Hübner, A. Die Fischwirtschaft. Bautzen 1905.
67. Huitfeld-Kaas, H. (s. p. 121 Nr. 25).
68. Immermann, F. (s. p. 382 Nr. 39).
69. Jenkins, J. T. Altersbestimmung der Otolithen bei Clupeiden. Wiss. Meeresunters. N. F. Bd. 6. Kiel 1902.
70. Joubin, L. (s. p. 290 Nr. 20).
71. Jourdan, E. (s. p. 455 Nr. 20).
72. Juday, C. (s. p. 352 Nr. 18).
73. Juday, C. (s. p. 352 Nr. 19).
74. Karsten, G. (s. p. 290 Nr. 22).
75. Keyßelitz, G. Über Trypanophis grobbeni. Arch. Protistenk. Bd. 3. 1904.
76. Knauthe, K. Das Süßwasser. Neudamm, Neumann, 1907.

Digitized by Google

77. Knörrich, W. (s. p. 121 Nr. 27).
78. Kofoid, C. (s. p. 47 Nr. 27).
79. Kofoid, C. Craspedotella, a new genus of the Crystoflagellata. Bull. Mus. Comp. Zool. Harward Coll. Bd. 46. 1905.
80. Krämer, A. (s. p. 97 Nr. 22).
81. Krämer, A. Ergebnisse meiner Korallenriff- und Planktonstudien aus: Hawai, Ostmikronesien und Samoa. Stuttgart, Strecker & Schröder, 1906. (Ref. Zool. Cbl. Bd. 15. 1908.)
82. Krämer u. Spilker. Das Wachs der Bacillariaceen und sein Zusammenhang mit dem Erdöl. (Ref. Botan. Cbl. Jahrg. 21. 1900.)
83. Krümmel, O. Die nordatlant. Sargassosee. Peterm. Mittlgn. 1891.
84. Krümmel, O. (s. p. 455 Nr. 22).
85. Krümmel, O. (s. p. 17 Nr. 10).
86. Krumbach, T. Trichoplax, die umgewandelte Planula einer Hydromeduse. Zool. Anz. Bd. 31. 1907.
87. Labbé, A. Sporozoa, Tierreich. 5. Lfrg. 1899.
88. Lampert, K. (s. p. 8 Nr. 15).
89. Lendenfeld, R. v. Planktonuntersuchungen im Großteiche bei Hirschberg (Böhmen). Biol. Cbl. Bd. 21. 1901.
90. Le Roux, M. (s. p. 290 Nr. 25).
91. Lilljeborg, W. Synopsis specierum hucusque in Suecia observatorum generis Cyclopis. Svenska Vet. Akad. Handl. Bd. 36. 1901.
92. Lohmann, H. (s. p. 508 Nr. 50).
93. Lohmann, H. (s. p. 161 Nr. 52).
94. Lohmann, H. Über die Beziehungen zwischen d. pelagischen Ablagerungen und dem Plankton des Meeres. Int. Revue d. ges. Hydrob. Bd. 1. 1908.
95. Loos, A. Beitr. z. Systematik d. Distomen. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 26. 1907.
96. Lunel, G. Sur un cas de commensalisme d'une Caranx et d'une Crambessa. Rec. zool. suisse. Bd. 1. 1883.
97. Marion, A. F. Recherches sur les animaux inférieurs du golfe de Marseille. Ann. sc. natur. Zoologie. Serie 6. Bd. 1. 1874.
98. Marsh, C. D. (s. p. 72 Nr. 30).
99. Molisch, H. Amoeben als Parasiten in Volvox. Ber. Deutsch. bot. Ges. Bd. 21. 1903.
100. Müller, G. W. Neue Cypridiniden. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 5. 1891.
101. Müller, G. W. Über Halocypriden. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 5. 1891.
102. Murray, J. u. Renard. Deep Sea Deposits. Voyage of H. M. S. Challenger. London, Edinbg., Dublin 1891.
103. Nathansohn, A. (s. p. 121 Nr. 38).
104. Nathansohn, A. Über die allgemeinen Produktionsbedingungen im Meere (in Gran, H. H. u. Nathansohn, A. Beiträge z. Biologie des Planktons I). Internat. Revue der ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. Bd. 1. 1908.
105. Natterer, K. (s. p. 47 Nr. 35).
106. Natterer, K. Chemische Untersuchungen. Berichte d. Komm. f. ozeanogr. Forschgn. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Bd. 65. 1898.
107. Neresheimer, E. Über Lohmanella catenata. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 76. 1904.
108. Neresheimer, E. Die Mesozoen. Zool. Cbl. Bd. 15. 1908.
109. Neuberg, N. Die Entstehung des Erdöls. Biochem. Zeitschr. Bd. 7. 1907.

Digitized by Google

110. Nordgaard, O. Undersogelser i fjordene ved Bergen. 1899. Berg. Museum. Aabg. 1900.
111. Nufer, W. Die Fische des Vierwaldstätter Sees u. ihre Parasiten. Festschr. z. Jubelfeier des 50jähr. Bestehens der naturf. Ges. Luzern 1905.
112. Ostwald, W. Zur Theorie der Richtungsbewegungen schwimmender niederer Organismen. Arch. f. Physiologie Bd. 95. 1903.
113. Portier, P. u. Richet, C. Sur les effects physiologiques du poison des filaments pêcheurs et des tentacules des Coelenteres (hypnotoxine). Compt. rendus 134. 1902.
114. Potonié, H. Zur Frage nach den Urmaterialien der Petrolea. Jahrb. kgl. preuß. geolog. Landesanstalt für 1904. Berlin 1905.
115. Potonié, H. Über die Entstehung des Petroleums. Naturwiss. Wochenschr. N. F. Bd. 4. Nr. 38. 1905.
116. Pouchet, G. Contribution à l'histoire des Cilioflagellés. Journ. anat. et pysiol. Bd. 19. 1883.
117. Pouchet, G. Nouvelle contribution à l'histoire des Peridines marines. Journ. anat. et pys. Bd. 21. 1885.
118. Pratt, H. S. A contribution to the life history and anatomy of the appendiculate Distomes. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 11. 1898.
119. Pütter, A. Der Stoffhaushalt des Meeres. Z. f. allg. Physiol. Bd. 7. 1907.
120. Pütter, A. Studien z. vgl. Physiologie des Stoffwechsels. Abh. kgl. Ges. d. Wissensch. Göttingen. Math.-physik. Kl. N. F. Bd. 6. Nr. 1. 1908.
121. Pütter, A. Die Ernährung der Fische. Z. f. allgem. Physiol. Bd. 9. 1909.
122. Rauschenplatt, E. Über die Nahrung von Tieren aus der Kieler Bucht. Wissenschaftl. Meeresunters. N. F. Bd. 5. Kiel 1901.
123. Reincke, J. Die zur Ernährung d. Meeresorganismen disponiblen Quellen an Stickstoff. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 21. H. 7. 1903.
124. Rhumbler, L. (s. p. 228 Nr. 51).
125. Römer, F. Die Tierwelt des nördl. Eismeeres. Jahrb. Nassau. Ver. f. Naturk. Jahrg. 58. 1905.
126. Rosenfeld, G. Studien über das Fett der Meeresorganismen. Wiss. Meeresunters. Bd. 5. Helgoland. 1904.
127. Schaeppi, Th. Über die Selbstverstümmelung d. Siphonophoren. Mitteil. nat. Ges. Winterthur. H. 6. 1906.
128. Schaudinn, F. u. Römer, F. (s. p. 121 Nr. 41).
129. Scherffel, A. Notizen z. K. d. Chrysomonadinen. Ber. deutsch. bot. Ges. Bd. 24. 1904.
130. Schiemenz, P Die Zoologie im Dienste d. Fischerei. Verh. 5. Intern. Zool. Kongr. Berlin 1902.
131. Schiemenz, P. Wie frißt der Fisch? Deutsche Fischerei-Zeitung. Stettin 1905.
132. Schiemenz, P. Über die Nahrung unserer gewöhnl. Wildfische. Beilage d. deutsch. Fischerei-Ztg. 1905.
133. Schneider, G. Ichthyologische Beiträge. Acta soc. pro fauna et flora fennica. Bd. 20. 1900—1901.
134. Schröter, C. Die Schwebeflora unserer Seen. Neujahrsbl. Naturf. Ges. Zürich 1896.
135. Schütt, Fr. (s. p. 8 Nr. 22).
136. Schütt, Fr. (s. p. 228 Nr. 56).
137. Schwarz, M. Beiträge z. K. d. Tomopteris. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 40. 1905.

Digitized by Google

138. Scott, A. Notes on the food of young fishes. Trans. Biol. Soc. of Liverpool. Bd. 21. 1907.
139. Semon, R. Im australischen Busch. Leipzig, Engelmann. 1896. (p. 503).
140. Semper, K. (s. p. 509 Nr. 90).
141. Simroth, H. (s. p. 228 Nr. 61).
142. Steuer, A. (s. p. 101 Nr. 10).
143. Steuer, A. Über eine neue Cirripedienlarve aus d. Golfe von Triest. Arb. zool. Inst. Wien. Bd. 15. 1904.
144. Steuer, A. Über d. Kiemenfilter u. d. Nahrung adriat. Fische. Verh. zool. bot. Ges. Wien 1905.
145. Stingelin, T. (s. p. 48 Nr. 46).
146. Strodtmann, Über die vermeintliche Schädlichkeit der Wasserblüte. Forschgsb. Plön. Bd. 6. II. 1898.
147. Thomsen, P. Über das Vorkommen von Nitrobakterien im Meere. Ber. deutsch. bot. Ges. 1907.
148. Vanhöffen, E. Schwarmbildung im Meere. Zool. Anz. Bd. 19. 1896.
149. Vanhöffen, E. Biolog. Beobachtungen. In: Berichte üb. d. wissenschaftl. Tätigkeit der deutschen Südpolar-Exp. Veröffentl. d. Inst. f. Meereskunde. Heft 1.
150. Vernon, H. M. The relations between marine animal and vegetable life. Mitt. zool. St. Neapel. Bd. 13. 1898.
151. Voeltzkow, A. Über Coccolithen u. Rhabdolithen nebst Bemerkungen üb. d. Aufbau u. d. Entstehung der Aldabra Inseln. Abh. Senckenbg. Ges. Frankfurt. Bd. 26. 1901.
152. Wesenberg-Lund, C. (s. p. 17 Nr. 19).
153. Wesenberg-Lund, C. (s. p. 84 Nr. 23).
154. Wesenberg-Lund, C. Über pelagische Ernährung der Uferschwalben. Intern. Revue d. ges. Hydrob. Bd. 1. 1908.
155. Wille, N. (s. p. 456 Nr. 40).
156. Wolf, E. (s. p. 72 Nr. 46).
157. Wolff, M. Die Ernährung der Wassertiere. Biol. Cbl. Bd. 29. 1909.
158. Zacharias, O. Über die wechselnde Quantität des Planktons im großen Plöner See. Forschgsb. Plön. Bd. 3. 1895.
159. Zacharias, O. Die natürliche Nahrung der jungen Wildfische in Binnenseen. Orientierungsblätter für Teichwirte u. Fischzüchter. Plön 1896.
160. Zacharias, O. Über Pseudopodienbildung bei einem Dinoflagellaten. Biol. Cbl. Bd. 19. 1899.
161. Zacharias, O. (s. p. 8 Nr. 26).
162. Zander, E. Studien üb. d. Kiemenfilter bei Süßwasserfischen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 75. 1903.
163. Zelinka, C. (s. p. 509 Nr 108).
164. Zittel, K. A. Paläozoologie. 1. Bd. 1. Abt. Oldenbourg, München und Leipzig. 1876—1880.

Digitized by Google

Kapitel X.

Die Bedeutung des Planktons für den Menschen.

Der egoistische, kleine „Herr der Welt" möchte die übrigen Organismen der Erde gerne in zwei scharf geschiedene Kategorien untergebracht wissen, in die ihm nützlichen und ihm schädlichen Tiere und Pflanzen. So leicht und selbstverständlich diese Einteilung dem Laien scheint, so schwer fällt die Entscheidung im einzelnen Falle dem Fachmann. Daß in der Lebensgemeinde des Planktons der Nutzen den Schaden bei weitem überwiegt, steht wohl außer Zweifel.

Wir beginnen mit dem „schädlichen Plankton". — Das Sündenregister ist klein genug.

Von der gefährlichen oder doch zum mindesten unangenehmen Wirkung der Nesselkapseln einiger Quallen haben wir schon früher das Nötige erzählt. Auch sonst können Quallen noch unangenehm werden, wenn sie als „monotones Plankton" auftreten. So berichtet Seurat, daß in der Südsee (Tua motu, Tahiti) während der heißen Jahreszeit die Perlenfischerei unmöglich wird wegen der Anwesenheit einer unermeßlichen Zahl von kleinen, braunen, stark nesselnden Medusen (*Nausithoë*), die das Meerwasser streckenweise so undurchsichtig machen, daß es nicht gelingt, bis auf den Boden des Meeres zu sehen.

„Interessant ist die Wirkung eines Meerleuchtens, welches Henderson 1821 beobachtete. Dasselbe war so stark, daß jeder, der seine Augen auf das Meer heftete, bald Schwindel, Kopf- und Augenschmerzen und leichtes Unwohlsein empfand; Henderson selbst war bis zum anderen Morgen mit dieser Wirkung behaftet" (Dittrich).

Einige Meeresbakterien und speziell Leuchtbakterien sind nach Fischer pathogen: Meerschweinchen und Mäuse, denen größere Mengen der auf Seewasseragar gezüchteten Bakterien in die Bauchhöhle eingespritzt wurden, gingen oft schon nach wenigen Stunden, meist aber noch vor Ablauf von 24 Stunden zugrunde. Für den Menschen kommen jedenfalls die planktonischen Krankheitserreger nur selten in Betracht.

Geradezu verhängnisvoll kann bisweilen reichliches monotones Plankton der Fischerei werden.

Digitized by Google

Mare sporco (schmutziges Meer), onto oder ontisso de mar (Meerschmiere), auch kurzweg „la malattia del mar" (Meererkrankung) nennen die italienischen Fischer der nördlichen Adria ein eigenartiges Phänomen, das man zu deutsch am besten als „Verschleimung des Meerwassers" bezeichnen könnte. Es wurde bisher in der Adria in folgenden Jahren beobachtet: von Syrski und Castracane im Jahre 1872 (Juni, Juli), sodann von Castracane 1880 (Juni, Juli), von Renier 1891 (Mai bis August); von mir 1903 (Juli, August), von Bellemo und Cori 1905 (Juli, August). Endlich soll, wie mir ein Fischer erzählte, auch im Jahre 1906 eine nur schwache Verschleimung im Juni beobachtet worden sein, die aber nur 15 Tage andauerte.

Wie man sieht, ist das Phänomen ausschließlich auf die warme Jahreszeit beschränkt. Der Verlauf der „Erkrankung des Meeres" ist etwa dieser.

Zunächst sieht man, namentlich im Gebiete der Flachküste (speziell an der Isonzo- und Timavomündung) am Meeresspiegel dünne, aus durchsichtigem Schleim bestehende Häutchen flottieren, welche relativ noch wenige Gasblasen enthalten. Die mikroskopische Untersuchung ergibt, daß diese ein oder mehrere qdm großen Häutchen aus einer hyalinen, wenig zähen Substanz bestehen, in welche zahlreiche Peridineen, hauptsächlich *Gonyaulax*- und *Peridinium*-Arten eingelagert sind. In manchen Fällen führen sie in der Gallerte noch langsame Schwimmbewegungen aus, meist aber befinden sie sich bereits in encystiertem Zustande.

Bei bewegter See werden die Gallerthäutchen zu feinen Flocken zerteilt, bei glatter See sammeln sie sich wieder in großer Menge, namentlich in Stromstillen, und zeigen nun unter dem Mikroskope neben den erwähnten Peridineen und Cysten noch zahlreiche Phytoplanktonten, vor allem die bekannte, schleimbewohnende Diatomacee *Nitzschia closterium*. In dem Schleim hatten sich auch Coccolithophoriden und Eutreptien verfangen.

Nun beginnt der Schleim in Form von wolkenartigen Ballen oder langen, im einfallenden Lichte weiß erscheinenden Schleimsträngen bis in 4—6 m Tiefe abzusinken. Cori fand als Inhaltskörper des Schleimes in diesem Stadium „oft vollständige Reinkulturen von Diatomeen"; ich vermute, daß es sich wieder hauptsächlich um die schon erwähnte *Nitzschia*-Art handelt. Die jetzt zahlreichen, großen Gasblasen, welchen die Schleimstränge ihre Schwebefähigkeit verdanken, hielten schon Castracane und De Toni für Sauerstoffblasen, das Assimilationsprodukt der erwähnten Diatomeen. Inzwischen

Digitized by Google

haben sich noch viele andere Planktonten (Sagitten, Crustaceen, Molluskenlarven, selbst Jungfische) in den Schleimmassen gefangen, und der Schleim selbst ist nun in seinem Vorkommen nicht allein auf das Flachwasser der Küste beschränkt, sondern beginnt sich im ganzen Golf auszubreiten. Die rapide Vermehrung der Diatomeen verursacht eine gelbe Verfärbung des Schleimes und die durch die stärkere Assimilation der Algen gesteigerte Gasblasenbildung ein Aufsteigen der Schleimmassen an die Meeresoberfläche. In ruhigen Hafenwinkeln und am Rande der Meeresströmungen kann man nun häufig ausgedehnte Massen von Schleim in Form von dicken, gelblichen Häuten beobachten, die nach Cori an die Kahmhaut der Essiggärung erinnern sollen.

Wind und Seegang lösen die Schleimmassen nun neuerdings in Flocken auf, die Gasblasen platzen, der Schleim büßt damit seine Schwebefähigkeit ein und sinkt langsam zu Boden. Hier mischt er sich mit Schlamm und den in ihm eingebetteten Tierresten und geht allmählich in Verwesung über. Das Ende der „Meererkrankung" scheint gewöhnlich mit dem Eintritt kühlerer Witterung nach starkem Gewitterregen zusammenzufallen.

Da das Auftreten des Meerschleimes gerade mit der Hauptsaison des Fischfanges — „viazo del pesce" der Chiaggioten zusammenfällt, ist es für die armen Fischer geradezu von katastrophaler Bedeutung, eine wahre Geißel der Fischerei, „un vero flagello per la pesca", wie sich Forti treffend ausdrückt. Den Sardinenfischern verklebt der Schleim die Maschen ihrer Schwebenetze. Sinkt der Schleim zu Boden, so macht er auch die Grundnetzfischerei unmöglich, indem jeder Netzzug statt der erhofften Fische lediglich riesige Mengen des grauen Schleimes zutage fördert.

Über den mutmaßlichen Erreger der Meerverschleimung und über die äußeren Ursachen ihrer Entstehung sind bereits zahlreiche Ansichten geäußert worden, die Levi-Morenos sorgfältig gesammelt hat. Man hielt früher „mare sporco" für eine Folgeerscheinung ferner Erdbeben, glaubte sein Auftreten in der Adria mit der Eröffnung des Suezkanales in Beziehung bringen zu können, man dachte an eine amorphe, organische Materie, das Zersetzungsprodukt der Tiere und Pflanzen des Meeres, hauptsächlich der Quallen. Zanardini nennt eine ungenau beschriebene Alge, *Dermogloea limi*, den Erreger, Syrski die *Nitzschia closterium*, als die häufigste der im Schleim beobachteten Diatomeen.

Im Jahre 1903 bezeichnete ich eine Peridinee vom Aussehen eines *Gonyaulax* als den Erreger des Schleimes, und meine Angaben

Digitized by Google

wurden alsbald von Cori bestätigt. Forti hingegen möchte im Anschlusse an die alten Beobachtungen von Syrski, Castracane und de Toni eher an abnorme Diatomeenwucherungen denken oder doch neben den Diatomeen erst in zweiter Linie die Peridineen für die Schleimbildung verantwortlich machen. Für meine Ansicht spricht jedenfalls

1. daß gerade in der ersten Phase der Verschleimung, also bei der Entstehung des ganzen Phänomenes, sofort und ausschließlich Peridineen zu finden sind;

2. daß die Schleimflocken im Finstern „explosionsartig" in grünem Lichte aufflammen. Wir haben früher gehört, daß die tierischen Planktonten mit Einschluß der Peridineen nicht kontinuierlich leuchten;

3. wurden, wie wir gleich erfahren werden, von verschiedenen Autoren Peridineen, und zwar speziell *Gonyaulax*-Arten als die Erreger ähnlicher, wenn auch nicht gleicher „Erkrankungen des Meeres" außerhalb der Adria angesehen.

Wie haben wir uns nun die Entstehung des „mare sporco" vorzustellen? In seichten Meeren — und ein solches ist ja die nördliche Adria — kommt es nicht selten zur enormen Entwicklung eines Planktonten — zur Bildung des sogenannten „monotonen Planktons". Ebenso häufig kommt es in seichten Meeren zu einer abnorm starken Aussüßung des Wassers im Sommer, wenn die dem Meere zuströmenden Flüsse allzureichlich Schmelzwasser aus den Bergen abführen. Infolge der Aussüßung stirbt nun ein Teil des Golfplanktons alsbald ab, ein Teil aber sucht sich durch intensive Abscheidung von Schleim und Gallerthüllen vor den schädigenden Einflüssen des ausgesüßten Wassers zu schützen; das sind hauptsächlich die Peridineen. Erst sekundär siedeln sich in dem Schleim neritische Diatomeen an und vermehren sich in ihm wie in einer Reinkultur. Das Phänomen der Meerverschleimung bleibt auf die Küstenregion beschränkt. Aus den gesamten vorliegenden Angaben glaube ich den Schluß ziehen zu dürfen, daß die Ausbreitung des Meerschleimes nach Süden zu ungefähr von der 50 m Linie begrenzt wird.

Das Phänomen ist, wie schon angedeutet, nicht auf die Adria beschränkt. Wenn nordische Forscher wie Sars im Jahre 1879 von „Meerschleim" sprechen, ist damit wohl nur das bekannte, nordische, monotone Diatomeenplankton gemeint, das mit der „Meerverschleimung" in unserem Sinne nichts zu tun hat.

Über das Auftreten eines die Fischerei schädigenden Schleimes in den nordischen Meeren verdanken wir Wille wertvolle Angaben, aus denen zu entnehmen ist, daß es sich hier ausschließlich um

Digitized by Google

Wucherungen einer Schizophycee, *Nodularia spumigena* (Fig. 362) handelt. „Sie wächst ursprünglich als Bodenalge, taucht aber sehr allgemein an die Oberfläche. Sie ist eine Küstenform, welche eigentlich beheimatet ist in ruhigen Föhrden oder Brackwassergebieten mit wenig salzhaltigem Wasser, wo sie Ruheakineten bildet; aber von diesen ursprünglichen Aufenthaltsorten kann sie in das offene Meer hinausgetrieben werden, wo sie nach und nach zugrunde geht, wenn der Salzgehalt zu groß wird."

Schon im Jahre 1856 erzählt Lindström von ihrem massenhaften Auftreten in der Ostsee: „Die Fischer versichern, ich weiß allerdings nicht, mit welchem Grade von Wahrscheinlichkeit, daß die Lager, welche die Diatomeen (es sind nach Wille aber Schizophyceen gemeint!) an der Oberfläche des Meeres bilden, so dicht und tief sind, daß die Boote bisweilen nur mit genauer Not vorwärts kommen können. Sicher ist, daß letzten Sommer, im Anfang des August, so ungeheure Mengen toter Individuen dieses kleinen Gewächses gegen den Strand bei Wisby getrieben wurden, daß sie auf weite Strecken wie eine dicke, graugelbe Decke auf der Oberfläche des Wassers lagen und, im seichteren Wasser angehäuft und in Verwesung übergehend, stinkende Ausdünstungen entsandten."

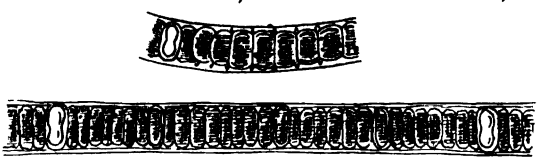


Fig. 362. *Nodularia spumigena Mertens.* (Nach Bornet und Thuret aus Wille.)

Bald nachher, 1859, befaßte sich der norwegische Forscher A. Broeck mit der Meerverschleimung an der norwegischen Küste. „Während eines Aufenthaltes in Egvaag nahe bei Farsand im letzten Sommer (1858) füllte sich die See dortselbst nach einer langen Zeit trockenen, warmen und stürmischen Wetters, welches in den Gegenden des Landes sehr selten vorkommt, mit einer schmutzig grauen Masse, welche in langen Fäden, ähnlich aufgelösten Tauenden, auf der Oberfläche des Meeres trieb. Um die Mittagszeit des 20. August wurde sie zum ersten Male beobachtet. Die folgenden Tage bis zu unserer Abreise von dem Orte drang sie immer tiefer in den Fjord und in die stillen Buchten ein, wo sie sich überall in allen Meerestiefen an die Algen, besonders an *Chorda filum*, hängte, und zwar so dicht, daß dieses ein Aussehen bekam, als wäre es stark zottig. Die Fischer klagten darüber, daß die Fäden sich auf die Angelhaken legten, sobald diese ins Wasser glitten, und zwar so dicht, daß die Fische nicht darauf beißen wollten. Sie vertrieben letztere sogar. Die Angelhaken der Fischer waren zu stark mit der Masse derselben be-

Digitized by Google

legt, als daß diese letztere nur an der Oberfläche des Wassers hätte vorkommen können; dieselbe muß vielmehr auch in größeren Tiefen des Meeres verbreitet gewesen sein. An dem Orte hatte früher niemand dieses Phänomen in solcher Ausdehnung gesehen oder auch nur davon sprechen hören, und man meinte, das ungewöhnlich gute Wetter habe „Wachstum ins Wasser kommen lassen", wie man sich ausdrückte. Nach den Mitteilungen, welche ich in Egvaag und an anderen Orten erhielt, muß dieses Phänomen sich an einem großen Teil der Küste und über große Strecken des Meeres gezeigt haben. Die Fischer von Egvaag sahen diese Masse viele Meilen vom Lande, und es wird erzählt, daß dieselbe sowohl bei Hitterö als auch weiterhin bei Egernsund gesehen worden ist. Ebensowenig fehlte sie auch der anderen Seite des Kap Lindesnäs. Hier in Kristiania erfuhr ich, daß sie bei Kragerö ungefähr zu derselben Zeit beobachtet worden ist wie bei Egvaag, ebenso ist sie im innersten Teil des Kristianiafjords wahrgenommen. Professor Liljeborg hatte sogar über das Vorkommen derselben an der Küste Schwedens gehört."

Endlich schreibt noch der Däne Feddersen im Jahre 1889, „daß sich zur Sommerzeit (in diesem Jahre von Anfang Juli bis Ende August) gerne sowohl im Bottnischen Meerbusen als auch in dem größten Teile der Ostsee ein „Svaev" im Wasser zeigt. Man hat dasselbe in einer Wassertiefe von 12—14 Faden beobachtet. In diesem Sommer hat man es auf einem Gebiete von Danzig bis Rügenwalde angetroffen. Wo dieses „Svaev" sich im Wasser findet, halten sich keine Fische auf, und die Folge davon ist, daß die Sommerfischerei auf Heringe gehemmt wird. Dieses „Svaev" ist offenbar auch als ein Grund dafür anzusehen, daß sich in den besten Sommermonaten keine bedeutende Lachsfischerei in der Ostsee entwickeln kann. Man behauptet, daß das Meer seit einer Reihe von Jahren nicht so stark „geblüht" hat wie in diesem Jahre, und glaubt, die geringe Ausbeute der Heringsfischerei hierauf zurückführen zu müssen. Im vorigen Jahre zeigte sich das Svaev nicht. Die Fischer nehmen an, daß der ungewöhnlich kalte Sommer dies bewirkt hat. Sonst erinnert man sich aber keines Jahres, in welchem sich das Planktonsvaev nicht mehr oder weniger stark gezeigt hat. Wie hieraus ersichtlich ist, hat diese in so außerordentlicher Menge auftretende Pflanze (*Nodularia spumigena*) eine geradezu praktische Wichtigkeit für die Fischerei, und schon aus diesem Grunde verdient sie Aufmerksamkeit".

Bezüglich des Auftretens eines ähnlichen „mare sporco" in außereuropäischen Meeren möchte ich zunächst auf die Beobachtung Nishikawas an japanischen Küsten des Pazifik hinweisen.

Digitized by Google

Im September des Jahres 1899 wurde in der Bai von Toba in Japan ein eigenartig mißfarbiges Wasser beobachtet, das ein großes Fischsterben zur Folge hatte. Um dieselbe Zeit des folgenden Jahres bemerkten die Fischer in der im südlichen Teile der Provinz Shima gelegenen Bai von Agu Streifen und Flecken eines gelbbraunen, unangenehm riechenden Wassers. In früheren Jahren hatte dieses „aka-shiwo" (rote Flut) genannte Wasser in den Perlmuschel-Kulturen großen Schaden verursacht, diesmal reinigte ein heftiger Sturm gegen Ende September das Golfwasser gründlich, bevor erheblicher Schaden angerichtet worden war. Westlich von der Masaki-Insel konnte Nishikawa in 3—4 Faden Tiefe unregelmäßig geformte Wolken dieses gefärbten Wassers beobachten; die mikroskopische Untersuchung ergab als Ursache der Verfärbung das massenhafte Vorkommen einer Peridinee, *Gonyaulax polygramma*, die im Dunkeln lebhaft leuchtete. Daneben wurden noch Arten von *Ceratium*, *Prorocentrum* und *Chaetoceras* beobachtet, alles Formen, die auch in der Adria in der kritischen Zeit beobachtet werden konnten. Im reinen Wasser der Bai waren dagegen Bacillariaceen (*Chaetoceras*, *Bacteriastrum* und *Rhizosolenia*), Noctilucen, Copepoden, Appendicularien, Sagitten, Wurm- und Gastropodenlarven vorherrschend, die alle offenbar in dem *Gonyaulax*-Wasser nicht zu gedeihen vermochten.

Wie erwähnt, ist das Auftreten des „aka-shiwo" gewöhnlich begleitet von einem Massensterben der Fische, Mollusken und Krebse; in welcher Weise aber das monotone *Gonyaulax*-Plankton dies verschuldet, bedarf noch der Aufklärung. Jedenfalls scheinen die Peridineen hier, ohne erst wie in der Adria eine Schleimhülle zu bilden, abzusterben, und ihre massenhaften Leichen dürften das Grundwasser verpesten. Dies ist auch die Ansicht Torreys, der im Sommer 1901 eine ebenfalls von *Gonyaulax* bedingte Verfärbung des kalifornischen Küstenwassers beobachtete, das dieselben für die Fischerei unangenehmen Folgeerscheinungen zeigte wie die „rote Flut" an der gegenüberliegenden, japanischen Küste des Pazifik.

Sowie im Meere sind es auch im Süßwasser fast ausschließlich als „monotones Plankton" auftretende Formen, die bisweilen schädlich werden können.

Die älteste Angabe über verfärbtes, schädliches Wasser finden wir wohl bei Moses (2. Buch 7. Kap.): „Alles Wasser im Strom (Nil) ward in Blut verwandelt, und die Fische im Strom starben usw. Das währte 7 Tage lang."

Gegenwärtig scheint nur eine grüne Verfärbung des Nilwassers eine schädliche Wucherung des Phytoplanktons anzuzeigen. „Alljähr-

Digitized by Google

lich, in der letzten Juniwoche, kann man in Kairo eine tiefgrüne Färbung des Nil beobachten. — Der „grüne Nil" ist für seine Nachbarschaft ein Grund schwerer Verlegenheit, denn sein sonst genießbares Wasser verbreitet dann einen wenig angenehmen Geruch, der von faulenden organischen Stoffen herrührt, die sich unter dem Einfluß der Julihitze zersetzen" (Hettner nach Klunzinger).

George Francis erwähnt (nach Wille) ein massenhaftes Vorkommen der uns schon bekannten *Nodularia spumigena* (Fig. 362) auf der Oberfläche derjenigen Seen, welche die Mündung des Flusses Murray in Australien bilden, und es wird angegeben, daß sowohl die frischen wie die verwesten Algen so starke Vergiftungserscheinungen bei dem Vieh, welches dieselben beim Trinken verschluckte, hervorrufen, daß dieses nach wenigen Stunden zu verenden pflegt.

Einen weiteren Fall erzählt Lampert nach den Mitteilungen Cohns. „Etwa eine Viertelmeile von Zirke in Posen befindet sich ein 120—150 ha großer See, der stets klares und fließendes Wasser führt, und dessen Abfluß in einem ca. 1 m breiten Graben durch die Stadt in die benachbarte Warthe sich ergießt. Das Wasser wird als Trink- und Kochwasser benutzt. Plötzlich am 11. November zeigte sich das abfließende Wasser intensiv blau gefärbt und trübe, die Fische in den Kästen starben ab, und das Vieh wollte das Wasser nicht mehr trinken, am Rande des Wassers lag tiefblauer Schleim, und die faulenden Reste verbreiteten widerlichen Geruch. In der ganzen Länge zeigte der Graben die ultramarinblaue Färbung, während im See selbst das Wasser eine intensiv spangrüne Färbung fast wie dicke Ölfarbe angenommen hatte. Die Erscheinung dauerte vier Tage, dann wurde das Wasser wieder klar. Die Ursache war das massenhafte Auftreten von *Anabaena circinalis*. Der Farbstoff der Alge besteht aus einem Gemenge von Chlorophyll und blauem Phycocyan. Nach dem Tode der Algen bleibt das Chlorophyll in den Zellen zurück, das im Wasser lösliche Phycocyan dagegen diffundiert nach außen und verleiht dem Wasser eine intensiv blaue Färbung mit lebhaft roter Fluoreszenz. Die geschilderte blaue Färbung des Wassers, welche den Bewohnern von Zirke verzeihlicherweise sehr unheimlich erschien, stellt, wie Cohn seine Mitteilungen schließt, das großartigste Experiment der Darstellung von Phycocyan dar, das bis jetzt beobachtet worden ist."

Die *Oscillatoria rubescens* (Fig. 44, S. 94), von der wir früher (S. 250) schon erwähnten, daß sie im Zürichsee erst seit etwa zehn Jahren epidemisch auftritt, beginnt dort der Fischerei schädlich zu werden. Stellenweise ist der Seegrund dicht von ihr überzogen. Da

Digitized by Google

die Fäden bei starker Wucherung sich eng aneinanderlegen und sich dabei zu zierlichen, gewebeähnlichen Schichten verflechten, verschlammen sie den am Boden liegenden Fischlaich so vollständig, daß die Eier nicht zum Ausschlüpfen gelangen oder die Brut infolge von Kiemenverstopfung rasch durch Ersticken zugrunde geht. Am schwersten hat unter diesem Übel der Hecht zu leiden, denn seine Laichzeit fällt gerade in die Zeit des Produktionsmaximums der genannten Alge.

Es hat nicht an Versuchen gefehlt, die Wasserblüte, wo sie sich durch Geruch oder sonstwie für den Menschen unangenehm bemerkbar machte, zu vertilgen, ohne daß bisher ein Erfolg erzielt worden wäre. Klunzinger berichtet z. B. von den vielfachen vergeblichen Bemühungen, ein als Wasserblüte auftretendes *Cosmarium* aus dem „Feuersee" in Stuttgart zu vertreiben. Schließlich kam die Natur selbst den Menschen zu Hilfe. Im Sommer 1901 war die grüne Farbe plötzlich verschwunden und hatte einer mehr grünlich-braunen und trüben Platz gemacht: das lästige *Cosmarium* war von einer plötzlich aufgetretenen Schizophycee, der *Clathrocystis aeruginosa* (Fig. 363), verdrängt und vertilgt worden.

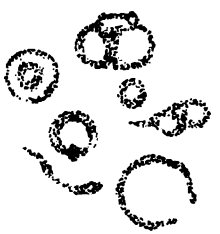


Fig. 363. *Clathrocystis aeruginosa* (*Kütz.*) *Henfr.* (Nach Kirchner aus Wille.)

Clathrocystis und andere eine Wasserblüte bildende Planktonten wurden früher vielfach als für Fische schädlich bezeichnet, so von Kafka. Strodtmann dagegen behauptet, daß diese Schädigung nur eine indirekte sei. Zunächst ist zu beachten, daß manche Algen noch in einem Wasser gut gedeihen, das zur Existenz von Fischen ganz untauglich ist. Es ist ganz gut möglich, daß in einen Fischteich durch irgendeinen Zufall faulende Substanzen hineingelangen; das Wachstum der erwähnten Algen wird dadurch eher gefördert als gehemmt, dagegen wird der Fischbestand stark geschädigt, und ein allgemeines Sterben kann leicht die Folge sein. Wir haben ferner schon früher die Gallerte der Schizophyceen als ausgezeichneten Nährboden für Bakterien kennen gelernt. In kleinen windgeschützten Wasserbecken pflegen sich die erwähnten Algen besonders gerne in großer Menge als Wasserblüte auf der Oberfläche anzusiedeln. Dauert nun die Ansammlung der Algen an der Oberfläche längere Zeit, so fehlt es ihnen bald an der nötigen Nahrung und Luft, und es tritt alsbald Zersetzung ein, Fäulnisbakterien vermehren sich in der Gallerte überaus schnell und beschleunigen den Zerfall. Durch den Fäulnisprozeß wird in seichten Becken ein großer Teil des in den oberen

Digitized by Google

Schichten befindlichen Sauerstoffes verbraucht. Es fehlen zugleich die tiefen, kühleren und daher auch sauerstoffreicheren Wassermengen, aus denen das Gas in die oberen erschöpften Wasserschichten hineindiffundieren könnte. Infolge dieses Sauerstoffmangels tritt dann ein Ersticken der Fische ein. Dazu kommt noch, daß durch den Verwesungsprozeß eine Anzahl von Gasen erzeugt wird, die für die Fische auch in geringen Mengen giftig sind und die in der verhältnismäßig unbedeutenden Wassermasse in größerer Konzentration auftreten, namentlich Schwefelwasserstoff und Ammoniak. So war z. B. in dem zwar ausgedehnten, aber nur 2 m tiefen Watterneversdorfer See die starke Entwicklung der Wasserblüte (von *Clathrocystis aeruginosa*) von einem Fischsterben begleitet. „Eine Besserung wurde erzielt, als man die zur Ostsee führende Schleuse öffnete und das Seewasser einströmen ließ. Hierdurch wurde das Wasser in Bewegung gesetzt und gleichzeitig neues lufthaltiges Wasser zugeführt. Diese Maßregel hat sich auch in den folgenden Jahren stets bewährt“ (Strodtmann).

Fig. 364. *Rhopilema esculenta*. (Nach Kishinouye.)

Der Schaden also, den die Wasserblüte anrichtet, ist nur ein indirekter, und auch das nur unter besonderen Bedingungen. Dem gegenüber steht der Nutzen, den sie dadurch gewährt, daß sie manchen Tieren, wie wir früher näher ausführten, zur Nahrung dient.

In unseren Ausführungen über den Nutzen des Planktons können wir uns um so kürzer fassen, als wir ja zu wiederholten Malen Gelegenheit hatten, auf die hohe Bedeutung des Planktons speziell für die Fischerei hinzuweisen. Wenig bekannt dürfte es aber sein, daß das Haliplankton selbst oder doch einige seiner Vertreter auch direkt als Speise verwendet werden können.

Kishinouye berichtet z. B. von zwei Medusen (*Rhopilema esculenta* [Fig. 364] und *verrucosa*), die in China und Japan gegessen werden, und zwar kommen hauptsächlich die größeren Exemplare,

Digitized by Google

weniger als substantielle Nahrung denn als Beilage, etwa wie bei uns die Salzgurken, auf den Tisch. Kishinouye gibt auch das genaue Rezept an, nach dem die Tiere in der Küche zu behandeln sind. In China wird das ganze Tier, in Japan nur der Schirm der Qualle verwendet. Das „Einmachen" geschieht in einer Mischung von Alaun und Kochsalz oder zwischen gedünsteten Blättern von Kaschina, einer Art Eiche, unter leichtem Druck. Um die Meduse für die Tafel zurechtzumachen, wird sie über eine halbe Stunde im Wasser gut ausgewaschen, in kleine Stücke geschnitten und mit Gewürzen angerichtet. Auch auf den Samoa-Inseln werden nach Krämer die Quallen (álŭ álŭ) von den Eingeborenen nicht verschmäht.

Daß Planktoncopepoden, wo sie in größerer Menge vorkommen, recht gut eßbar seien, wird mehrfach angegeben, so von Herdman. Der Fürst von Monaco versichert, daß diese Copepoden, in Butter gebraten, recht gute Planktonpastetchen abgeben, und empfiehlt auch für die Ernährung von Schiffbrüchigen auf hoher See u. a. das Einsammeln der freien pelagischen Fauna; er ist der Meinung, daß die Bemannung eines ohne Lebensmittel preisgegebenen Bootes dem Tode des Verhungerns entrinnen könnte, wenn sie wenigstens neben Angelschnüren, einer Harpune und Fischgabel „ein oder mehrere Netze aus Beuteltuch von 1—2 m Öffnung mit 20 m Leine mitführen würde, um damit die freie pelagische Fauna einzusammeln oder die Sargassobüschel zu sieben".

Ungleich bedeutender ist jedenfalls der indirekte Nutzen des Planktons. Wir haben gehört, daß eine große Anzahl unserer wertvollsten Nutzfische in der Jugend planktonisch lebt, und daß sowohl diese Fischlarven des Planktons als auch alle im freien Wasser lebenden Fische in der Hauptsache von Plankton leben, das jedenfalls ihre natürliche und bekömmlichste Nahrung vorstellt. Daraus ergibt sich der Parallelismus zwischen Planktonreichtum und reichem Fischfang, wie ihn z. B. Bullen bezüglich der Makrelenfischerei am englischen Kanal feststellen konnte. Je mehr Zooplanktonnahrung vorhanden ist, um so mehr Fische stellen sich ein: die betreffenden Werte sind z. B. für das Jahr 1903 niedrig, 1904 höher, 1905 hoch, 1906 sehr niedrig, 1907 wieder hoch.

In genau entgegengesetztem Sinne schwankt die Menge an Phytoplankton auf und ab.

Je lauter in den Fachblättern die unterschiedlichsten künstlichen Futtermittel angepriesen werden, um so eindringlicher wird den Fischzuchtanstalten die Fütterung mit „Plankton" (allerdings in dem in Fischerkreisen gebräuchlichen weitesten Sinne) empfohlen. Schwierig

Digitized by Google

ist nur bisweilen die Beschaffung eines geeigneten Naturfutters in genügender Menge. Wir haben gesehen, daß an Seen gelegene Fischzuchtanstalten sich am besten früh morgens mit Planktonfutter für ihre Brut versehen, da das Plankton sich in den ersten Morgenstunden in größter Menge in den obersten Wasserschichten ansammelt.

Der Forellenzüchter legt sich kleine „Crustaceentümpel" an, in denen hauptsächlich Cladoceren gezüchtet werden. Für marine Zuchtanstalten wird als erstes Futter für die eben ausgeschlüpften Fischlarven die kleine Alge *Dunaliella* empfohlen. Küster nennt sie das Non plus ultra von Widerstandsfähigkeit und kultiviert sie „seit Jahren in einer mit ClNa gesättigten Knopschen Nährlösung, in der bereits seit langem große Kochsalzkristalle ausgefallen sind".

Von größter Bedeutung ist ein üppiges Planktonleben für eine rationelle Teichwirtschaft. Wegen der vielfachen innigen Beziehungen, die zwischen dem Limnoplankton und der vadalen Organismenwelt bestehen, werden wir mit Walter das Limnoplankton geradezu als einen Indikator für den Gehalt eines Wassers an Nährstoffen überhaupt verwenden können. So wertvoll auch das Limnoplankton unter Umständen als Fischnahrung unzweifelhaft ist, darf doch nicht geleugnet werden, daß die Ufer- und Grundfauna vielfach eine viel gesuchtere und nahrhaftere Kost für nicht wenige unter den Nutzfischen des Süßwassers darstellt. Ich möchte daher auch bei dieser Gelegenheit die Mahnung nicht unterdrücken, über dem Studium des heute bei den „modernen" Biologen so beliebten Planktons das Leben am Ufer und am Grunde unserer Teiche und Seen nicht zu vernachlässigen; die neueren Untersuchungen von Thiébaud u. v. a. zeigen, wie viele wichtige Fragen hier noch zu lösen sind. Namentlich im Interesse der praktischen Teichwirtschaft wären weitere intensive Studien in dieser Richtung sehr erwünscht. So ist es uns z. B. heute noch kaum möglich, über die Quantität der am Boden vorhandenen Fischnahrung auf direktem Wege Aufschluß zu erlangen. Auch bei der Uferfauna bleibt uns nur eine ganz grobe Abschätzung übrig, „die auch nicht annähernd einen wissenschaftlich exakten Charakter tragen kann."

Walter nimmt an, daß die Planktonmenge pro cbm des freien Wassers in einem konstanten Verhältnis zur Menge der Uferfauna in Karpfenteichen steht. „Die absoluten Mengen beider Bestandteile können dabei beliebigen Schwankungen ausgesetzt sein. Die absolute Menge des Planktons steht im geraden Verhältnis zur Größe der freien Wasserfläche, die absolute Menge der Uferfauna im umgekehrten Verhältnisse zur freien Wasserfläche." Diese Bemerkungen beziehen

Digitized by Google

sich, wie erwähnt, zunächst auf Fischteiche, in denen überdies, wie Walter selbst sagt, die Planktonfauna teilweise nicht bloß in bezug auf ihre Ernährung, sondern auch ihren Aufenthalt „nichts weiter als eine Fortsetzung, einen Bestandteil der Uferfauna" darstellt. „Wir messen also im Teichplankton teilweise nur einen Bestandteil der Uferfauna, und zwar denjenigen, welcher das beste Reagenz auf den für die Ernährungszwecke wichtigsten leicht asssimilierbaren Nährstoff bildet."

Nach Walter kommt das Plankton in diesem Sinne für den Teichwirt hauptsächlich bei den folgenden zwei Fragen in Betracht:

1. bei der Nahrungsuntersuchung des Fischteiches. Sie bezweckt Feststellung der zu einem gegebenen Zeitpunkt vorhandenen Fischnahrung im Verhältnis zum Nahrungsbedürfnis des Fischbestandes;

2. bei der Bonitierung suchen wir einen Ausdruck, einen Maßstab für die vergleichende Produktivitätsbestimmung der Gewässer, den wir mit Hilfe wissenschaftlich exakter Methoden in Zahl und Maß ausdrücken können. Wir wollen damit keineswegs feststellen, ob ein Gewässer zurzeit noch genügende Nahrung für den Fischbestand enthält oder nicht, sondern nachweisen, in welche natürliche Produktivitätsklasse das Gewässer zu rechnen ist. Die zu einem gegebenen Zeitpunkte vorhandene Nahrung besagt an und für sich noch nichts über die Produktivität im allgemeinen, da erstere nach Jahreszeit, Witterung und Höhe des Fischbestandes verschieden sein kann. Bei der Bonitierung müssen wir somit einen Ausdruck für den Jahresdurchschnitt auffinden. Diese Summen oder Durchschnitte lassen sich nun zueinander in Beziehung setzen und liefern einen vergleichenden oder relativen Ausdruck für die Produktivität verschiedener Gewässer.

Nach diesen Gesichtspunkten unterscheidet nun Walter:

1. Teiche von geringer oder sehr schwacher Produktivität, die einen Gehalt an tierischem Plankton bis zu 5 ccm pro cbm besitzen;
2. Teiche von mittlerer Produktivität mit einem solchen von 5—15 ccm pro cbm;
3. Teiche von guter und sehr guter Produktion mit einem Planktongehalt von 15—50 ccm pro cbm.

Für arme Gewässer sind in qualitativer Hinsicht charakteristisch viel Rotatorien und Cyclopiden, wenig Cladoceren, für reiche Gewässer dagegen viel Cladoceren.

In kleinen Dorf- und Fabriksteichen von außerordentlicher Frucht-

Digitized by Google

barkeit konnte Walter 150, einmal sogar 250 ccm tierisches Plankton messen, welches allerdings nur für kurze Zeit sich auf dieser Höhe hielt.

Die große Fruchtbarkeit der Dorfteiche beruht auf ihrer reichlichen Düngung, die sie durch Einlassen von Jauche, Eintrieb von Vieh und dergleichen erfahren. Will nun die Teichwirtschaft ihr höchstes Ziel, eine möglichste Steigerung des Nährwertes der Fischwässer und damit einen möglichst hohen Ertrag an Fischfleisch erreichen, so muß fleißig gedüngt werden. Ein biologisches Verfahren zur Ermittlung des zeitweiligen Düngerbedarfes ist die „Becherglasmethode" von Zuntz und Knauthe. Sie wird in der Weise ausgeführt, daß man ein größeres Quantum des zu prüfenden Wassers durch ein Papierfilter filtriert und davon Mengen von je $^1/_2$ l in gut gereinigte paraffinierte Glaskolben von etwa $^3/_4$ l Inhalt verteilt. Während nun einige derselben als Kontrollversuche keinen weiteren Zusatz erhalten, werden die anderen mit genau bekannten Mengen der auf ihre Wirksamkeit zu prüfenden Stoffe versetzt. Man wird hierbei so ziemlich alle praktisch in Betracht kommenden Möglichkeiten erschöpfen, wenn man von den Säuren die Schwefel-, Phosphor-, Salpetersäure und das Chlor, von den Basen Natron, Kali, Ammoniak, Kalk, Magnesia, Eisenoxydul in Betracht zieht. Daraus werden nun 10 Stammlösungen hergestellt und mit diesen sowie mit Jauche, Strohinfus usw. die Wasserproben in bestimmten Prozenten versetzt, hierauf mit einer Planktonalge (*Protococcus* oder einer anderen einzelligen Grünalge) geimpft und an einem warmen, hellen Ort aufgestellt. Schon nach 2 oder 3 Tagen wird man aus dem mehrminder üppigen Ergrünen in dieser oder jener Probe schließen können, an welchen Substanzen es dem Teichwasser gefehlt hat. Nun setzt man in jede der Proben einige Infusorien, Rotatorien, Cyclopiden und Daphnien, um den Einfluß der zugesetzten Stoffe auch auf deren Entwicklung zu ermitteln. Nach dieser hier nur im Prinzip erläuterten Methode wird es leicht, von den in den Wasserproben ermittelten Zahlen auf den Düngerbedarf des ganzen Teiches zu schließen.

Die Waltersche Bonitierung stellt somit die jeweilige Bonitätsstufe, die Zuntzsche Becherglasmethode liefert die Erklärung resp. die Mittel zur Erreichung einer höheren Bonitätsstufe.

Der Einfluß der Düngung auf die Planktonproduktivität ist am besten aus der folgenden Zusammenstellung zu ersehen, die wir dem Buche von Knauthe entnehmen. Danach enthielt das Zooplankton eines

Teiches A	vor der Düngung	9,23 %	N
	nach der Düngung mit Hasellaub	10,64 %	„

Digitized by Google

Teiches C	vor der Düngung	9,16 %	„
	nach der Düngung mit überhitztem Blutmehl	9,90 %	„
Teiches D	vor der Düngung	9,37 %	„
	nach der Düngung mit bestem Blutmehl	11,16 %	„

Neben der Düngung übt nach **Walter** auch die Fütterung der Fische mit Surrogaten indirekt eine Nebenwirkung auf die Entwicklung der Kleinfauna aus: während in Teichen, in denen nicht gefüttert und gedüngt worden war, kaum 1 ccm Plankton pro cbm Wasser gemessen wurde, zeigten jene Versuchsteiche, in welchen gefüttert worden war, des öfteren 50, ja auf den Futterplätzen 100 bis (einmal) 250 ccm tierreiches Plankton pro cbm Wasser.

Neben der Düngung, der von den Praktikern vielfach vor der Fischfütterung mit allerhand Surrogaten der Vorzug gegeben wird, kommt noch ein zeitweiliges Trockenlegen der Teiche (Dubisch-Verfahren) im Winter oder während einiger Sommermonate zur Erhöhung der Produktivität wesentlich in Betracht. Die Entwicklung der natürlichen Fischnahrung scheint dadurch dauernd nicht nur nicht geschädigt, sondern geradezu gefördert zu werden. Wir haben früher auseinandergesetzt, daß kleine, in hohen Breiten gelegene Tümpel die Urheimat vieler Planktonten darstellen, und können daraus den günstigen Einfluß eines zeitweiligen Trockenliegens ihrer Ruhestadien bei tiefen Temperaturen ableiten.

Allerdings muß dem Plankton genügend Zeit zur Bildung von Dauerstadien gegeben sein, und diese dürfen durch rasches Ablassen des Teichwassers nicht dem Teiche entführt werden. Wieviel Plankton einem Fischteiche durch Ablassen des Wassers (gelegentlich der Abfischung) entzogen werden kann, zeigen die vergleichenden quantitativen Planktonuntersuchungen im Moritzburger Großteich. Unter 1 qm Wasserfläche wurden folgende Rohvolumina gefunden:

Vor dem Ausfischen.			Nach dem Ausfischen.		
1898:	April	155 ccm	1899:	April	— ccm
	Mai	146 „		Mai	67,0 „
	Juli	293 „		Juli	91,5 „
	September	540 „		September	165,0 „
1900:	April	219 „	1901:	April	91,0 „
	Mai	170 „			
	Juli	105 „			
	September	219 „			

Sollte sich, schließt **Schorler**, die verminderte Produktion nach dem Ablassen als allgemein gültige Tatsache herausstellen, so wäre das für Fischereizwecke von größter Wichtigkeit. Man müßte dann besonders bei der Aufzucht von Fischbrut und bei ihrer

Digitized by Google

Versetzung in andere Teiche damit rechnen. Auch die vorteilhafte Überlegenheit mehrjähriger Umtriebszeiten ginge unzweifelhaft daraus hervor.

Schließlich haben wir an dieser Stelle auch noch der Bedeutung des Planktons für die Selbstreinigung des Wassers zu gedenken. Wenn dieselbe auch nach Hofer zunächst eine Funktion des Bodens ist, spielt doch namentlich in stehenden Gewässern die Planktonwelt bei der Zersetzung der organischen Substanzen eine ihrer Masse entsprechende, nicht unbedeutende Rolle.

So wie ein See den ihn durchströmenden Fluß, vermögen auch Talsperren das durchfließende Wasser zu reinigen; hier wie dort sind die Planktonten in hohem Grade an der Reinigung beteiligt, und zwar besonders die grünen Algen, indem durch ihre O-Entbindung beim Assimilationsgeschäfte die organischen Substanzen einerseits oxydiert, andererseits von ihnen direkt aufgenommen werden (Cronheim, Kolkwitz, Marsson, Metz, Schorler, Strohmeyer usw.). Es erscheinen aber, wie wir früher gezeigt, die Grünalgen zumeist erst im Sommer in großen Mengen, wo schon die Lichtstrahlen allein wegen der erlangten Intensität ihre bakterientötende und somit säubernde Wirkung im Flußwasser geltend machen können. Im Vorfrühling sind es nach Ruttner und Richter hauptsächlich Diatomeen (*Synedra*), die bei ihrer Massenentwicklung zu dieser Zeit durch die Entbindung von O sowie durch Assimilation organisch gebundenen Stickstoffs zur Wasserreinigung ihr Teil beitragen.

* * *

Auch die marine Planktonforschung ist gegenwärtig so weit vorgeschritten, daß sie daran gehen kann, ihre Resultate der Praxis dienstbar zu machen.

Unzweifelhaft wäre es ja am rationellsten, dem Meere jährlich so viel an nutzbaren Produkten zu entnehmen, als unter natürlichen Verhältnissen nachwächst. Es ist sowohl von Schaden, zuviel zu fischen wie zuwenig. Man muß somit einen Maßstab dafür gewinnen, wie weit die Fischerei ohne Schädigung nach der einen oder der anderen Richtung getrieben werden darf. Das ist aber nur möglich, wenn man den wirklichen Bestand kennen lernt. Im Süßwasser gibt uns darüber, namentlich in kleinen Fischteichen, eine gründliche Abfischung (eventuell bei Trockenlegung des Teiches) den gewünschten Aufschluß. Bessere Dorfteiche produzieren z. B. pro Hektar etwa 400 kg Fischfleisch, die schlechtesten Teiche nach Susta 20—35 kg. Zufriedenstellend ist ein Zuwachs von 40—60 kg, besonders bei

Digitized by Google

größeren Teichen.[1]) Das Wesen der modernen Teichwirtschaft besteht darin, durch Melioration der Teiche (Düngung, Fütterung usw.) mit möglichst geringen Mitteln Höchsterträge zu erzielen.

Die Unmöglichkeit eines vollständigen Abfischens macht ein solches Verfahren der direkten Bestimmung der Fleischproduktion in großen Seen und gar im Meere illusorisch. Hier muß eine zuverlässige Fischereistatistik aushelfen.

Nach Brandt liefert nun 1 ha Nordsee

9—13,6 kg Fischfleisch im Werte von 1,8—2,70 M;

nach Ehrenbaum:

15,3 kg „ „ „ „ 2,87 „.

Nach Berechnungen des letztgenannten Autors werden der Nordsee jährlich ca. 17,5 Millionen Zentner (= 875 Millionen kg) an nutzbaren Produkten entnommen, was einer Stickstoffentnahme von ca. 16 Millionen kg gleichkommt. Der Ertrag der Nordsee beziffert sich „nicht auf weniger als 150 und nicht auf mehr als 180 Millionen Mark".

Diese Werte sind nun freilich auffallend gering. Man darf sie aber nicht unmittelbar mit den Erträgen abfischbarer Teiche in Parallele bringen. Nur bei den letzteren sind Fangertrag und Fleischproduktion gleich. Wenn etwa die Nordseefischer „alles fingen, was an nutzbaren Produkten jährlich zuwächst, so würde die Nordsee unter Zugrundelegung des Geldwertes nur höchstens ein Drittel von dem einbringen, was die allerschlechtesten Teiche pro Flächeneinheit liefern".

Die wirkliche Produktion der Nordsee ist uns jedenfalls noch vollkommen unbekannt. Um den Bestand der Nordsee an Nutzfischen kennen zu lernen, hatte Hensen den Versuch gemacht, die Quantität der jährlich abgelaichten planktonischen Eier festzustellen. Aus der so gewonnenen Kenntnis von der Verteilung der Eier im Wasser kann man praktisch wichtige Aufschlüsse über Lage und Ausdehnung der Laichplätze, über die besonders bevorzugten Aufenthaltsorte der laichenden Fische, über die Wanderungen der heranwachsenden Fischbrut u. dgl. erlangen. Dazu ist es notwendig, während der ganzen Laichperiode in gewissen Zeitintervallen Untersuchungsfahrten auszuführen. Von jeder Stichprobe müssen die Eier und Larven nach Art und Entwicklungsstadium bestimmt und zugleich gezählt werden. Daraus ergibt sich erst eine annähernd richtige Vorstellung von der wirklich vor-

1) NB. Ein ha kultivierten Landes liefert einen jährlichen Ertrag von etwa 83,3 kg Rindfleisch.

Digitized by Google

handenen Menge von Eiern der in Betracht kommenden Fischarten. Sodann kann man durch quantitative Untersuchungen der einzelnen Entwicklungsstadien auch Anhaltspunkte für den Grad der Zehrung gewinnen, vorausgesetzt, daß man die Entwicklungsdauer der einzelnen Stadien festgestellt hat. Die jüngsten Stadien sind natürlich die zahlreichsten. Stellt man also fest, wieviel ganz junge, eben abgelegte Eier während der ganzen Laichperiode in einem bestimmten Gebiete vorhanden sind, so kann man auch berechnen, wieviel laichreife Fische im Minimum auf dem betreffenden Laichplatz vorhanden sind. Die Zahl der von einem Fisch abgesetzten Eier ist ja unschwer zu ermitteln; so beträgt die Eizahl der Sardine 60000, die des Kabeljau 6, die der Scholle gar 9 Millionen. Gleichzeitig angestellte statistische Ermittlungen über den Fang an erwachsenen Fischen in dem betreffenden Gebiete ermöglichen dann die Feststellung des Verhältnisses der gefangenen Fische zu den wirklich vorhandenen.

Neben der überhaupt im Meere vorhandenen Menge der Nutztiere, der Art und dem Tempo ihrer Fortpflanzung suchte man noch die ihnen zur Verfügung stehenden Nahrungsmengen quantitativ festzustellen. Alle Nutztiere des Wassers mit Einschluß der Fische können sich nur nach Maßgabe der von den Pflanzen erzeugten organischen Substanz entwickeln, „und da überhaupt nur die Pflanzen organische Substanz erzeugen, so kann man auch die wirkliche Produktion, wie auf dem Lande durch Messung z. B. des Gras- und Heuertrages, so auch im Wasser durch Ermittlung des jährlichen Ertrages an Pflanzensubstanz feststellen".

Die Produktionsverhältnisse der benthonischen Flora sind uns gegenwärtig noch unbekannt. Auch im Meer muß uns das Plankton über die vorhandenen Nahrungsmengen Aufschluß geben, wenn wir die Vermehrung und Zehrung dieser Urnahrung zahlenmäßig feststellen wollen.

Während deutsche Gründlichkeit diese umständlichen, mühseligen Wege eingeschlagen hat, um erst den großartigen Organismus „Ozean" bis ins Detail kennen zu lernen, bevor eine rationelle Auswertung in Angriff genommen wird, hat der gesunde Geschäftssinn die Amerikaner jedenfalls mit weniger Aufwand an Zeit und Gelehrtenarbeit auf einen direkten Weg verwiesen, die marine Biologie in den Dienst der Praxis zu stellen. Konnte eine Verarmung an Nutzfischen infolge von Überfischung als feststehend angenommen werden, so war das Nächstliegende, durch künstliche Mittel den Fischbestand wieder zu heben. Ängstliche Gemüter werden freilich eine Melioration des „unermeßlichen Meeres" für ein zweckloses Beginnen halten. Und doch scheint

Digitized by Google

die Vorstellung vollkommen logisch, daß die Menschheit, die es fertig gebracht, das Gleichgewicht des Halobios durch Dezimierung einiger seiner Komponenten zu stören, doch wohl auch die Fähigkeit haben sollte, dasselbe wiederherzustellen. So wie die moderne Landwirtschaft und Teichwirtschaft wird auch eine rationelle Meerwirtschaft der Zukunft dort säen müssen, wo sie bisher nur verhältnismäßig mühelos zu ernten gewohnt war.

Für die moderne Technik, die mit Telegraph und Eildampfer die Ozeane beherrscht, ist wie für die Thalassographie unserer Tage die Hyperbel vom „unermeßlichen Ozean" längst zu einer abgeschmackten Kathederphrase geworden. Wir wissen heute, daß viele unserer wichtigsten Nutzfische des Meeres keine ausgedehnteren Wanderungen unternehmen; wir haben auf Grund der Planktonfänge, Trawlzüge und Markierungsversuche zwischen Larvenwanderungen, Wanderungen der jüngeren und solchen der geschlechtsreifen Fische unterscheiden und alle diese Wanderungen als aktive, nicht passive kennen gelernt. Dabei führt jede einzelne Fischart ihre eigenen Bewegungen aus und muß demgemäß für sich studiert werden (Franz).

Durch umfangreiche statistische Untersuchungen sind wir in der Lage, bei einzelnen Speisefischen der Nordmeere bestimmte Lokalrassen zu unterscheiden, die zu der Annahme berechtigen, daß das Wohngebiet der einzelnen Herden ein räumlich beschränktes ist und folglich die Hebung des Fischbestandes an irgendeinem Küstenpunkte durch künstliche Fischzucht auch wirklich dem Züchter Nutzen bringt.

Kapitän Chester wird als der erste genannt, der die künstliche Befruchtung bei solchen marinen Fischen vornahm, deren Eier pelagisch leben; er bediente sich dabei der Methoden, die schon lange an Süßwasserfischen erprobt waren. Nachdem O. Sars schon 1866 auf die Möglichkeit hingewiesen hatte, Seefische, speziell Schellfische, zu züchten, ohne freilich zunächst bei seinen norwegischen Landsleuten Gehör zu finden, entschlossen sich 1878 die Amerikaner in Gloucester zu einem ersten Versuch. Schon im folgenden Jahre waren die Fischer von Gloucester überrascht von der Menge einjähriger Dorsche, die sich in Landnähe zeigten. Im Jahre 1881 gründete sodann Mac Donald bei Boston die marine Station von Woods Holl, im Februar 1884 Kapitän Dannewig die berühmte Fischzuchtanstalt zu Floedewig bei Bergen in Norwegen (Fig 365), gegenwärtig das erste Institut dieser Art in Europa; an demselben wurden schon im ersten Jahre 34500000 Jungfische gezüchtet. Dannewig gebührt auch das Verdienst, schon im Jahre 1884 die ersten Versuche mit der künstlichen Hummernzucht unternommen zu haben. Im Jahre

Digitized by Google

1889 erfolgte sodann die Gründung der Station in Dildo (Bai von Trinity), zwei Jahre später die Errichtung einer kanadischen Hummernzuchtanstalt, wenige Jahre nachher endlich wurde die Anstalt in Dunbar eröffnet, die gegenwärtig jährlich 30 Millionen Schollen züchtet.

Die eminente praktische Bedeutung derartiger Institute ist heute kaum mehr anzuzweifeln: in Woods Holl z. B. machen sich gegenwärtig bereits auffallend viele kleine Hummern bemerkbar.

Schwierig scheint vorläufig nur, die erreichbare obere Grenze dieser künstlichen Hebung des marinen Nutztierbestandes festzulegen. Auch ist der vielfach beobachtete Rückgang der marinen Fischerei nicht lediglich auf zu starkes Abfischen zurückzuführen, sondern auch darauf, daß durch die heute in den Nordmeeren üblichen großen, schweren Scherbrutnetze der rascher arbeitenden Fischdampfer die für die Ernährung der Fische sowohl wie als Laichplätze wertvollen Fischgründe allzusehr geschädigt werden. Wir sehen auch in dieser Frage, wie wichtig es ist, bei der Planktonforschung das Studium der Benthosorganismen nicht zu vernachlässigen. Von den für die Existenz der Benthosfauna gefährlichen Folgen einer zu ausgiebigen Befischung mittels Grundnetzen konnte ich mich selbst wiederholt an den Küsten der nördlichen Adria überzeugen (Zostera- und Cystosirarasen), und es scheint mir nach den gemachten Wahrnehmungen eine quantitative Feststellung der jeweilig vorhandenen Organismen durchaus nicht außerhalb des Bereiches der Möglichkeit zu liegen.

Fig. 365. Inneres der marinen Fischzuchtanstalt zu Floedewig. (Nach Baudouin.)

Wir konnten in den vorstehenden Zeilen nur in rohen Umrissen ein Bild des Arbeitsprogrammes entwerfen, nach dem die Hydrobiologie vorzugehen hat, wenn sie sich dem Fischer als Führerin anbietet. Speziell für den Thalassographen dünkt es mich eine der erhabensten Aufgaben zu sein, in ehrlicher Gelehrtenarbeit sein Teil dazu beizutragen, daß der „Herr der Erde“ endlich auch im vollsten Sinne „Herr des Meeres“ werde und sachgemäß die reichen Schätze hebe, die der Ozean birgt.

Digitized by Google

Die große Bedeutung des Planktons im Haushalte der Natur rechtfertigt auch die Aufnahme der Planktonkunde in den Lehrplan unserer Schulen.

Das lobenswerte Bestreben moderner Pädagogen, unsere Mittelschulen den klassischen Vorbildern, den griechischen „Gymnasien", mit denen sie heute nichts als den Namen gemeinsam haben, auch in ihrem Wesen wieder näher zu bringen, verdient jedenfalls von seiten der Hydrobiologen vollste Beachtung. Die Naturwissenschaften lassen sich nach den jetzt so laut gepriesenen Methoden der „biologischen Betrachtungsweise" nicht mehr lediglich in engen Schulzimmern lehren. In der freien Natur aber, am stillen Seeufer oder am rauschenden Bach, wird, so hoffen wir, ein biologisch geschulter Lehrer der Zukunft seiner Jugend zur Erklärung des Satzes „το ὕδωρ ἄριστον" mehr zu sagen wissen, als daß ἄριστος den Superlativ von ἀγαθός darstellt. Den tiefen Sinn des Freudenschreis der heimkehrenden Krieger: „θάλασσα, θάλασσα!", wer vermag ihn besser zu deuten, als der Biologe, der das marine Leben aus eigener Anschauung kennen, das Meer wie eine vertraute Heimat lieben gelernt hat.

Die Planktonkunde fußt auf Beobachtungen in der freien Natur. Stiller Heimarbeit mögen unsere Laboratorien im Binnenland genügen: für das Studium des „freien Vagabundenlebens" der Planktonwelt sind sie nicht ausreichend. Es mag kein Zufall sein, daß so häufig künstlerisch veranlagte Naturen sich ihrem Studium zugewandt, Forscher, die, wenn's sein muß, die Feder so sicher führen wie Zeichenstift und Pinsel. Dem feinsinnigen Schöngeist kann ausschließliche Laboratoriumsarbeit nicht genügen: die kindliche Freude am Schauen lockt ihn immer wieder zurück an die See, die Wiege des Lebendigen, heißt ihn, das Geschaute im Bilde festhalten, zwingt ihn, den Schweigsamsten, die erschaute winzige Wunderwelt ob ihrer Schönheit laut zu preisen.

Unsere Künstler ringen nach einem Stil, der einer im Grunde recht nüchternen Entwicklungsepoche der Menschheit, einem Zeitalter praktischer Erfindungen, glänzender technischer Fortschritte einen künstlerisch wahren Stempel aufdrücken soll.

Eine der wertvollsten Errungenschaften der neueren Zeit ist die Vervollkommnung des Mikroskopes. Der Medizin, der gesamten Naturforschung, der Technik ist es vielfach zum unentbehrlichen Werkzeug geworden — sogar in die geheimen Werkstätten der Nahrungsmittelfälscher hat es Eingang gefunden. Dem Künstler allein ist die Schönheit, die uns dieser unerschöpfliche Zauberapparat enthüllt, immer noch verborgen geblieben. Wohl haben Haeckel und Anheißer

Digitized by Google

versucht, ihm im Bilde diese wahren „Kunstformen der Natur“ näher zu bringen. Aber auch in der Kunst will die lebendige Natur im Leben erfaßt sein; die Beobachtung des Lebenden entscheidet, ob sein Nachbild aus hartem Stein, festem Metall, weichem Ton oder durchsichtigem Glas geschaffen werden oder ob es, aus zarten Seidenfäden gewoben, auf feinem Gespinst erstehen soll. Die Planktonforschung hat uns mit einer ungeahnten Mannigfaltigkeit von Formen bekannt gemacht und damit der Goldschmiedekunst, der Glasindustrie, der Weberei eine Fülle prächtiger Vorwürfe zur freien künstlerischen Verwertung geboten. Nur ein unbedeutender Bruchteil der auffallendsten Makroplanktonten hat bis nun im Kunstgewerbe Verwendung gefunden: so ziert z. B. das Portal des Düsseldorfer Museums ein Quallenrelief, als Fries und Seidenstoffmuster schmückten Quallen in zarten Farbentönen ein Interieur, das vor Jahren Mainelli und Jeserum im giardino pubblico in Venedig zur Ausstellung brachten. Für die moderne Kleinkunst aber scheint uns die mikroskopische Schwebewelt unserer Seen und des Meeres wie geschaffen: all die zierlichen Schalen der Planktondiatomeen, die kunstvoll aufgebauten Skelette der Radiolarien, die bizarren Panzer der Kruster wie die Zellgefüge der Desmidiaceen und die duftigen Gallertgebilde der Quallen und Salpen — sie alle könnten in der Hand des Künstlers zu geradezu charakteristischen Schmuckstücken unserer Zeit werden.

Aus den geheimnisvollen Tiefen der Warmmeere sind die schönsten dieser Miniaturschätze gehoben worden. So wären die gastfreien Forscherstätten an ihren sonnigen Küsten vor allem berufen, ihre Pforten, wie einst einer neuen Wissenschaft, so jetzt einer neuen Kunst zu öffnen. Die biologischen Stationen der Mittelmeerländer, die die Entwicklung unserer schönen Wissenschaft so wesentlich gefördert, könnten auch künstlerischem Streben neue Bahnen weisen.

An den Küsten des Meeres, der uralten Geburtsstätte der wundervollen Planktonwelt, des „ἀφρός“ der Griechen, könnten wir dann die Wiedergeburt der Einzigen, Ewigen feiern: zum zweiten Male würde sie aus den blauen Fluten emportauchen, die Göttin der Schönheit:

Ἀφροδίτη ἀναδυομένη.

Digitized by Google

Literatur.

1. Anheißer, R. Mikroskopische Kunstformen des Pflanzenreiches. 60 Tafeln. Dresden, Kühtmann, 1904.
2. Boeck, A. Beskrivelse over en ny Conferve, Conferva pelagica. Forhandl. i Vidensk.-Selsk. i Christiania. Aar 1859. Christiania 1860.
3. Brandt, C. (s. p. 46 Nr. 7).
4. Brandt, C. Über den Stoffwechsel im Meere. Rektoratsrede. Kiel 1899.
5. Bullen, G. E. Planktonstudies in relation to the western Mackerel-Fishery. Marine Biolog. Assoc. N. S. Bd. 8. 1908.
6. Cori, C. J. Über die Meeresverschleimung im Triester Golfe während des Sommers 1905. Österr. Fischerei-Ztg. Jahrg. 1905. Nr. 1.
7. Cori, C. J. Über die Meeresverschleimung im Golfe von Triest während des Sommers von 1905. Arch. f. Hydrob. Bd. 1. 1906.
8. Cronheim, W. Die Bedeutung d. pflanzlichen Schwebeorganismen für den Sauerstoffhaushalt des Wassers. Forschungsb. Plön. Bd. 11. 1904.
9. Dittrich, R. (s. p. 101 Nr. 2).
10. Feddersen, A. Söens Blomstring. Fiskeritidende, Kjöbenhavn 1889.
11. Fischer, B. (s. p. 120 Nr. 14).
12. Forti, A. Alcune osservazioni sul „mare sporco". Nuovo giornale botanico italiano (N. S.). Bd. 13. 1906.
13. Haeckel, E. Kunstformen der Natur. Leipzig u. Wien, Bibl. Inst., 1899 ff.
14. Herdman, W. A. Copepoda as an article of food. Nature, Bd. 44. 1891.
15. Hofer, B. Über die Vorgänge der Selbstreinigung im Wasser. Münchner Med. Wochenschr. 1905. Nr. 47.
16. Kafka, J. Untersuchungen über die Fauna d. Gewässer Böhmens. II. Die Fauna der böhmischen Teiche. Arch. naturw. Landesdurchf. Böhmens. Bd. 8. 1892.
17. Kishinouye, K. Edible Medusae. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 12. 1899.
18. Klunzinger, C. B. (s. p. 97 Nr. 21).
19. Klunzinger, C. B. Geschichte des grünen Feuersees in Stuttgart. Jahreshefte d. Ver. f. vaterl. Naturk. Württembg. Bd. 58. 1902.
20. Knauthe, K. (s. p. 664 Nr. 76).
21. Kolkwitz, R. Die Beurteilung der Talsperrenwässer vom biolog. Standpunkt. Journ. f. Gasbeleuchtung u. Wasserversorgung 1905.
22. Kolkwitz, R. u. Marsson, M. (s. p. 419 Nr. 13).
23. Küster, E. (s. p. 172 Nr. 20).
24. Krämer, A. Die Samoa-Inseln. Entwurf einer Monographie mit besonderer Berücksichtigung Deutsch-Samoas. (2. Bd.) Stuttgart, E. Schweizerbart, 1903.
25. Levi-Morenos, D. Le diverse ipotesi sul fenomeno del mare sporco nell Adriatico. Notarisia. Bd. 8. 1892.
26. Lindström, G. Bitrag till Kännedomen om Östersjöns invertebr. fauna. Öfvers. af K. sv. Vet. Akad. Förh. Årg. 12. Stockh. 1856.
27. Mez, C. Mikroskopische Wasseranalyse. Berlin, Springer, 1898.
28. Monaco, A. de. Über die Ernährung der Schiffbrüchigen auf offener See. (s. p. 17 Nr. 14).
29. Nishikawa, T. Gonyaulax and the Discolored water in the Bay of Agu. Annotat. zoolog. japon. Bd. 4. 1901—3.

Digitized by Google

30. Okamura, K. An annotated list of Plankton Microorganism of the Japanese Coast. Annot. zool. japon. Bd. 6. 1907.
31. Richter, O. Zur Physiologie d. Diatomeen. Sitzungsb. Akad. Wien. Bd. 115. Abt. 1. 1906.
32. Ruttner, F. (s. p. 557 Nr. 30).
33. Sars, G. O. Indveretninger til Departementet for det Indre om de af ham i Aarene 1864—78 anstillede Undersögels. angaaende Saltvandsfisk. Christiania 1879.
34. Schorler, B. Die Vegetation der Elbe bei Dresden und ihre Bedeutung für die Selbstreinigung d. Stromes. Zeitschr. f. Gewässerk. Heft 2. 1898.
35. Seurat, L. G. La Nacre et la Perle en Océanic Pêche. Bull. Mus. Océan. Monaco. Nr. 75. 1906.
36. Steuer, A. Urtiere als Schädlinge mariner Fischerei. Österr. Fischerei-Ztg. Bd. 1. 1903—1904.
37. Strodtmann, S. (s. p. 667 N. 146).
38. Strohmayer, O. Die Algenflora des Hamburger Wasserwerkes. Leipzig 1897.
39. Susta, W. Die Ernährung des Karpfens u. seiner Teichgenossen. Stettin 1888.
40. Thiébaud, M. Contribution à la biologie du Lac de Saint-Blaise. Annal. Biolog. lac. Bd. 3. 1908.
41. Thompson, J. C. Copepoda as an article of food. Nature. Bd. 44. 1891.
42. Torrey, H. B. An unusual occurence of Dinoflagellata on the California coast. Americ. Naturalist. Bd. 36. 1902.
43. Walter, E. Das Plankton und die praktisch verwendbaren Methoden der quantit. Untersuchungen d. Fischnahrung. Neudamm, Neumann, 1899.
44. Walter, E. Über d. Fragen der Bonitierung u. der Nahrungsuntersuchung. Fischerei-Ztg. Neudamm. Bd. 8. 1905.
45. Wille, N. (s. p. 456 Nr. 40).
46. Zacharias, O. Das Plankton als Gegenstand eines zeitgemäßen biologischen Schulunterrichtes. Arch. f. Hydrobiol. 1906.
47. Zacharias, O. Das Plankton als Gegenstand der naturkundlichen Unterweisung in der Schule. Leipzig, Thomas, 1907.
48. Zuelzer, M. Zur Kenntnis der biolog. Wasserbeurteilung. Ein Sammelbericht. Intern. Revue der ges. Hydrobiol. Bd. 1. 1908.
49. — Hechte und Burgunderblut. Österr. Fischereizeitung Jahrg. 6. 1909 (s. auch Arch. f. Hydrobiol. Bd. 4. 1909).

Digitized by Google

Sachregister.

Die fettgedruckten Zahlen geben die Seitenzahl der Textillustrationen an, Zahlen mit einem (*) bezeichnen die Stelle, an der der betreffende Fachausdruck erklärt wird.

A.

Aale, Jugendform der 226
—, Larvenleben der 269
—, Rheotaxis der 390
Abramis brama 639
Abyla, geogr. Verbreitung
—, leuchtend 296 [484
Abyssal 5*, 41, 69, 160
Acalephen 118, 129, 256
—, geogr. Verbreitung 484
—, Parasiten von 622
Acalephe, temp. Vertlg. 570,
Acantharia 649 [571
Acanthariastacheln 199
Acantharia, temp. Verbreitung 566
Acantharier, Gallerte der 199
—, geogr. Verbreitung 479
Acanthephysa 366
Acanthocystis pelagica 199
Acanthometren 449
— als Nahrung 631
—, grönländische 608
Acanthometride, eine festsitzende 438, Anm.
Acanthometriden der Sargassosee 447, 448
—, geogr. Verbreitung 479, 481 u. f.
—, rote 279
—, Stacheln der 201, 249
—, temp. Vertlg. 565
—, Tiefenausbreitung 360
Acanthometron pellucidum 199
Acanthonia fragilis 249
— ligurina 480
— mülleri 249
Acanthonidium echinoides 480
— tetrapterum 249
Acanthophracten, Formabweichungen 233
Acanthophracten, geogr. Verbreitung 480
Acanthostauridentypus 200
Acanthostaurus cruciatus 619
Acartia clausi 363
— discaudata in der Ostsee 433
Acartia, Tiefenausbreitung 363
Acathammaten, geogr. Verbreitung 484
Acera s. Akera
Acetes im Brackwasser 433
Achänen der Phanerogamen 191
Acineten, epiplanktonisch 401
Acraspede Medusen, Tiefenausbreitung 361
—, meroplanktonische 439
Acroperus im Heloplankton 405
Actinastrum 199
— hantzschi 418
Actinotrocha branchiata, temp. Verbr. 576
Actinotrocha-Larve, Schwebeeinrichtung der 220
Actinotrocha, temp. Vertlg. 575, 576
Aegineta, Farbe der 281
Aeolis 297
Aequorea, Aktinienlarven an 568
—, Gallertgewebe der 208
—, Mund der 623
—, temp. Verteilung 570
Aëroplankton 590
Agalmopsis elegans 484
Agaphelidae 642
Aglantha digitalis, im Kaltwasser 484
Aglaura, Farbe der 281
Aglaura hemistoma im Warmwasser 484
Airosomen 192
Aka-shiwo (rote Flut) 674
Akera bullata, temp. Vertlg. 580
Akera, Serpentinentanz der 217
Aktinien, Farbe planktonischer 276
—, Larvenschwärmzeit der 269
Aktinienlarve Halcampa 617
—, Nahrung der 631
Aktinienlarven, geogr. Verbreitung 485
—, temp. Verteilung 568
Aktinien von Spitzbergen 644
Aktiv limnetische Planktonten 401*
Akzessorisches Plankton 402*
Albatrosse, Ernährung der 276
Alburnus lucidus 637
—, Nahrung von 638
Alciope contraini 448, 487
Alciopiden, Farbe der 277
—, geogr. Verbreitung 487
—, holoplanktonische 266
—, junge parasitische 620
—, vert. Wanderung der 375
Alcyonarien 645
Algensporen als Nahrung 636
Algenwasserblüte 96
Alima 211
Allogenetisches Plankton 585*
Allopelagische Planktonten 374*
Allopelagisches Plankton 377

Digitized by Google

Alona im Heloplankton 405
Alonella im Heloplankton 405
— nana, Farbe von 281
— — planktonisch 400
Amalopenaeus 381
Ambulacralier, Larven der 220
Amoeben an Volvox **619**
— aus Möwenkot 515
— in Appendicularienge-häusen 635
—, parasitische 619
Amoebidium-Schläuche **618**
Amoebophrya acanthome-trae **619**, 620
— sticholonchae **619**, 620
Amphidinium rotundatum, Volumbestimmung des-selben 179
Amphigene Entwicklung der Planktonten 258
Amphileptus flagellatus 240
Amphilonchidium haeckeli 447
Amphilonchidium nationa-lis **200**
Amphipoden als Einmieter 612
—, Augen 326
— der Sargassosee 447
—, Farbe bathypelagischer 279
—, Gallerte bei 211
—, geogr. Verbreitung 491
— im Brackwasser 433
—, Nahrung der 302
—, ozeanische 440
—, Tiefenausbreitung 365
—, Zangen der 625
Amphipode, von Sagitta ge-fressen **623**
Amphisolenia als Warm-wasserform 478
—, Stabtypus der 196
—, Tiefenausbreitung 358
Amphitretus, Auge **329**
—, Teleskopaugen 328
Amphioxides valdiviae 450,
Anabaena 96 [**451**
— als Nahrung 627
— baltica, Vermehrungs-fuß der 268
— circinalis 675
— flos aquae, temp. Verteilg. 537, 538
Anabaena lemmermanni 539
— mit Bakterien 616
— variabilis 538
Anabaenin 192
Anchoviseier, temp. Vertlg. 583
Ancylonema 62
Ancylus fluviatilis 523
Anemonia sulcata 645
Anneliden im Baikalsee 426
Annelidenlarven, Anpas-sung der 204
Anneliden, Larvenlebens-dauer der 269
Anneliden als Nahrung 638
— in Kieselschwämmen 646
—, leuchtende 297
—, meroplanktonische 439
Annelidenlarven, rote 279
—, Tiefenausbreitung 361
Anomalocaris macrotelsoni 433
Anomalocera, emporschnel-lend 188
—, Farbe der 276
— patersoni 2
— —, blaues Pigment 288
— —, Tiefenausbreitung 363
Anomuren, Zoëa der 212
Ansammlungen, Plankton-594* u. f.
Antelminellia gigas **190**, 193, **473**
—, Tiefenausbreitung 358
Antennarius marmoratus 283, 446
Anthomedusen 256
Anuraea, 174
— aculeata 166, **431**
— — im Brackwasser 432
— —, Saisonpolymorphis-mus bei 261
— —, temp. Vertlg. 548
— als Nahrung 637
—, Anpassung der 206
— cochlearis **431**
— — als Nahrung 639
— —, Buntfärbigkeit 283
—, Formenkreis von **241**
— — im Brackwasser 432
— —, Panzergröße von 248
— —, temporale Vertlg. 548
Anuraea cochlearis, Tem-poralvariation bei 240
— — vert. Wanderung 348
— im Flußplankton 410
—, Lebensdauer der 268
—, Nahrung der 633
—, Regelmäßigkeit zykl. Variationen bei 249
—, Stacheln bei 206
Anuraeën, Loricae der 346
Aphanizomenon 91, 97
— flos aquae **91**, **431**
— — im Meere 430
—, geogr. Verteilung 467
—, temp. Vertlg. 537
Aphanurus 622
Aphotische Region 83*
Aphye, Aphros 1, 2, 689
Apoblema **622**
— appendiculatum, temp. Verteilung 574
Appendicularia sicula 495
Appendicularien 93, 434, 450, 674
— als Nahrung 631
Appendiculariengehäuse 158, 159, 224, 624
Appendicularien, Nahrung der 634
—, Parasiten der 618
—, temp. Vertlg. 582
—, Tiefenausbreitung 367
—, vert. Wanderung der 375
Arachnactis albida, geogr. Verbreitung 485
— bournei 485
Arachnactislarven, Farbe der 277
Arachnomysis 365
Arbacia 45, 115, 458
Arcella im Flußplankton 412
Arcella, Schweben der 197
Archiconchoecia cucullata 365
Argonauta argo 219
Arguliden mit Trichodina 619
Argyropelecus 369
Artemien, phototaktische 387
Arthropoden, 206, 326, 327
Ascidia mammillata, Lar-venschwärmzeit von 269
Ascidien 46

Digitized by Google

Ascidien als Planktonzehrer 645
—, meroplanktonische 439
Ascidieneier 45, 225
—, temp. Vertlg. 581
Ascidienlarven 450, 581
—, Schwärmzeit der 269
Ascomorpha, Anpassung der 206
Ascosporidium blochmanni 618
Asplanchna girodi im Brackwasser 432
Asplanchna im Flußplankton 410
—, Nahrung von 633
— priodonta, Nahrung der 633
— —, temporale Vertlg. 547
— —, Temporalvariation von 242
— syrinx 521, 530
—, temp. Vertlg. 546
—, Tiefenausbreitung 345
Astaciden 510
Astasia 94
Asteridenlarven, 220, 361
Asterionella 63, 83, 538 u. f.
— gracillima 193, 232
— —, Saisondimorphismus bei 239
— —, temporale Vertlg. 539
— —, Tiefenausbreitung 341
— im Flußplankton 410, 416
— im Meere 430
— japonica, temp. Vertlg. 563
— mit Epiplanktonten 617
— spatulif. Tiefenausbreitung 355
— temp. Vertlg. 560 u. f.
—, Tiefenausbreitung 339
Asterionellen, Temporalvariation bei 238, 239
Asteromphalus 83, 370
Atherina, Jungfische von 282, 615
Atherinen, temp. Vertlg. der Jungfische 582
Atlanta peroni 215
—, Schale der 216, 648
Atlanta, temp. Vertlg. 581
Atoke Jugendform der Polychaeten 266
Atolla, Farbe der 278
—, Tiefenausbreitung 361, 381
Augaptilus filigerus 208
—, Tiefenausbreitung 363
Aulacantha scolymantha 235
— —, geogr. Verbreitung 482
— —, Rassen von 234
— —, Tiefenausbreitung 360
Aulacanthiden, geogr. Verbreitung 482
Aulacanthidenstacheln mit Diatomeenschalen 613, 614
Aulacanthiden, Tiefenausbreitung 360
Auloceros, Tiefenausbreitung 360
Aulocleptes flosculus, Stachel 614
— mit Diatomeenschalen 613
Aulographis pandora 360
— tetrancistra, geogr. Verbreitung 482
—, Tiefenausbreitung 360
Auloscena atlantica 235
Aulospathis, Tiefenausbreitung 360
Aulosphaera elegantissima 235
Aulosphaeriden, Volumsunterschiede bei 233
—, Tiefen- u. Kaltwasserformen der 234
Aurelia 37, 428
— aurita im Brackwasser 432
— -Schwarm 595
—, temp. Vertlg. 569, 571
Aurelien, Schweben der 203
Auricularia nudibranchiata 219, 220, 221
—, temp. Vertlg. 572
Auricularien, Schwebeeinrichtungen der 220
Aussticken d. Teiche 62
Auster, Chemismus 657, 658
Austern 41
Austernbrut als Nahrung 631
Autogene Entwicklung der Planktonten 258
Autogenetisches Plankton 586*
Autopelagische Planktonten 374
Autopotamische Planktonten 412*, 413
Autotomie bei Planktonten 197, 611
Auxosporenbildung 246, 441
— bei Diatomeen 251, 265
Axolotl 450

B.

Bacillariaceen 674
— als Nahrung 629
—, benthopotamische 412
— der Warmmeere 473
—, limnetische 406
Bacillariaceenplankton in Flüssen 410
Bacillariaceen, Tiefenverbreitung 339
Bacillus diaphanus 467
—, leuchtender 293
— liquidus 412
— lucifer, Lichtspektrum 319
Bacteriastrum 647, 674
— als Nahrung 635
—, Gallerthüllen bei 193
—, temp. Vertlg. 560 u. f.
—, Tiefenverteilung 358
— varians 194
Bacterium, leuchtendes 293
— phosphoreum 305
Bacterosira fragilis 470
Bakterien 14, 42, 43, 94, 151, 661
— als Einmieter 159, 616
— als Nahrung 627, 630, 635
— auf Schizophyceen 676
—, Besiedelung durch 513
—, chitinovore 518
—, geogr. Verbreitung 465, 466
Bakterienlampe 150
Bakterien, leuchtende 293, 304, 307, 317
Bakterienlicht 293, 320
Bakterien, Lichteinfluß auf 338
—, marine, Torsion bei 194

Digitized by Google

Bakterien, Mengen 112, 376, 591
—, nitrifizierende 604
—, pathogene 668
—, photogene 305
—, Sauerstoffverbrauch 39
—, temp. Verteilung 537
—, Tiefenverbreitung 40, 336, 354, 355, 376
—, Volumbestimmung derselben 179
—, Zucht 168
Bakteriologie, Zählmethode in der 180
Balaena mysticetus 642
Balaeniden 642, 644
Balaenoptera borealis 642
— musculus 642
— physalus 642
— rostrata 642
— sibbaldi 642
Balaenopteridae 642
Balaniden als Planktonzehrer 645
Balanoglossen 573
Balanoglossuslarve, grüne 277
Balistes capriscus 446
Bandfische 226, 331
Bathochordaeus 225, 367
bathybisches Plankton 370*
bathylimnetisches Plankton 402*
Bathylychnus cyaneus 303
—, leuchtend 302
bathymetrische Ignoranz 373
bathypelagisch = pelagoabyssal 369, 374*
Bathyphysa 361
Becherglasmethode 681
Begleitformen 469* Anm.
Belone (= Rhamphistoma), Nahrung der Jungen 635
Bentheuphausia 365
Benthopotamische Planktonten 412*
Benthos, Beziehungen zum Plankton 255
Beroë cucumis 296, 485
— forskali 296, 632
— in der Antarktis 485
—, irisierende 285
—, Licht von 320
— ovata 296, 308
—, temp. Vertlg. 572.
Beroiden, Nahrung der 632
Bicocoeca oculata 617
Biddulphia 36, 265
Bipinnaria von Luidia sarsi 220
—, temp. Vertlg. 572
Bipinnarien 221
Bipolarität des Planktons 503
Blast 102
Blaufelchen 102, 337
—, Nahrung junger 635
—, Tiefenverbreitung 337
Blaugrüne Algen, Blaualgen 95, 96, 99, 114
Blauwale 92, 642
Blennius 166
Blutseen 280, 286
Blepharocysta splendor maris, leuchtend 294
Bodennahrung der Fische 637
Boeckella 531
— entzi 532
Boët rouge 92
Bolina, Dissogonie bei 271, 272
— infundibulum im Polargebiet 485
Bondelle 638
Boreophausia 92
— inermis als Nahrung 642
Bornella 190
Borstenwürmer, Farbe der 281
Bosmina, buntfärbig 283
— coregoni 243, 401, 532, 533
— —, temp. Vertlg. 548
— —, vert. Wanderung 348
—, geogr. Verbreitung 532
—, hängend am Wasserspiegel 189
— im Heloplankton 405
— longirostris, Absinken von 247
— — -bohemica 532, 533
— — -cornuta, Größenänderung bei 248
— — — im Flußplankton 435
— — —, Temporalvariation bei 242, 243
— longirostris, Messungen an 244
— —, temp. Vertlg. 548, 549
Bosmina longirostris, vadal lebend 401
— maritima 433
— obtusirostris als Nahrung 638
— —, geogr. Verbreitung 520, 532
— —, Schwarm 596, 597
—, polyzyklisch 261
—, Tiefenverbreitung 345
—, vadal lebend 406
—, Variationsgang in kleinen Gewässern bei 249
—, vert. Wanderung 351
Bosminella = Bosminopsis 413
Bosminen als Nahrung 635, 637, 638, 641
—, Ernährung der 629
—, Farbe der 277
—, große 529, 530, 533
—, Progressivbewegungen 390
—, südliche 262
Bosminopsis 512
— zernowi 413
Botellus 618
Botryococcus 96, 430
— brauni 279, 542
Brachionus 95, 417
— amphiceros 407
— im Flußplankton 410
— im Heloplankton 408
— pala im Brackwasser 432
— -Schwärme 418
—, Temporalvariation bei 240
Brachiopodenlarven, Schwebeborsten der 220
Brachsen 639
Brachyuren, Zoëa der 212
Brutomysis 365
Bryozoën 397, 644
—, Nahrung von 643
Bryozoënlarve, Schwebeeinrichtung 220
—, temp. Vertlg. 581
Bucephalus, planktonisch 621
Buckelwal 642
Bürgermeistermöwe 641
Burgunderblut 94
Bursaria 545
Byssus 215
Bythotrephes, Auge 322, 324

Digitized by Google

Bythotrephes, bunte Farbe 283
— im Heloplankton 408
Bythotrephesleiche, von Cyclopiden gefressen 630
Bythotrephes longimanus 207
— — als Nahrung 637, 638
— —, geogr. Verbreitung 520
— —, temp. Vertlg. 548, 549
—, Tiefenverbreitung 345
—, vert. Wanderung 348

C.

Caesaromysis 365
Calaniden als Nahrung 641, 645
—, Farbe der 282
—, Nahrung der 631
—, Parasiten der 621
—, vert. Wanderung 350f.
Calanus finmarchicus 92, 174
—, als Nahrung 640, 642
—, Eiablage von 254
— in der Ostsee 433
—, Lebensgeschichte des 270, 271
—, Schwarm von 278, 299, 596, 599
—, Tiefenausbreitung von 233, 362, 363
—, vert. Wanderung 380
Calanus hyperboreus, geogr. Verbreitung 489
—, Größenunterschiede 233
Calliaxis-Larve, Stabtypus der 212
—, temp. Vertlg. 579
Callionymus belennus, temp. Vertlg. der Jungfische 582
Calliteuthis, leuchtend 298
— reversa, Leuchtorgan 314
Callizonella lepidota, leuchtend 297
Callyntrochlamys 618
Calocalanus 208
—, Tiefenausbreitung 362
Calycomonas gracilis, Volumbestimmung derselben 179
Calycophoriden, schillernde 285
Cancer fulgens 300
Candace, Farbe der 277
Cannelkohle 654
Canthocamptus, Besiedelung durch 513
— planktonisch 400
Caranx, Jungfische von 282, 615
— trachurus, temp. Verteilung der Jungfische 582
Carcinus, Larven 581
Caridina wyckii, Metamorphose 263
Carinaria mediterranea 216
—, Schalen im Pteropodenschlamm 648
Carinarien, Nahrung der 634
Carmarina 40
Carotine 287
Cartesia 94
Cassiopea andromeda 427
Castanelliden, Tiefenausbreitung 360
Cavolinia 217, 648
Centrolophus, temp. Verteilung der Jungfische 582
Centropages hamatus, Ei von 209
—, Tiefenausbreitung 362
—, Volumen desselben 179
Centropagiden, geogr. Verbreitung 520, 529
—, leuchtende 300, 308
—, Schwebeeinrichtungen 208
—, temp. Verteilung 550
—, vikariierende 527
Centropyxis 513
Cephalopode aus der Fam. der Cranchiae 219
Cephalopoden, Augen bathypelagischer 329
—, Cranchiaartige 450
—, leuchtende 298
—, Leuchtorgane der 313, 315
—, Plankton- 219
—, Saugnäpfe 633
—, Sehen der 328
—, Tiefenausbreitung 367
—, Tinte der 285, 321
Cerataulina, Tiefenverbreitung 356
Ceratien als Nahrung 630, 635
Ceratien, Anpassungsfähigkeit mariner 478
—, geogr. Verbreitung 500 Anm.
—, Kopulation der Süßwasser- 265
—, langgehörnte 232
—, Mengen als Urnahrung 592
—, temp. Verteilung der 543, 558
—, Variation 196, 232
Ceratiiden, leuchtende 302
— Leuchtorgan 316
Ceratium 94, 95, 173, 674
— arcticum 174, 475
— —, temp. Verteilung 564
— —, Verbreitungszentrum 478
— compressum 476
— cornutum, temp. Verteilung 543
Ceratiumformen, schottische 232
Ceratium fusus der Sargassosee 478
— hirundinella, nächtliche Vermehrung des 267
— —, temporale Verteilung 543
— —, Temporalvariation 239
— —, Vermehrungszinsfuß 268
— horridum 476
— intermedium 476
—, Lokalvariation 465
— longipes 174, 475
— —, temp. Verteilung 564
— lunula 232
— macroceros 476
— palmatum 464
— reticulatum 464
—, roter Augenfleck von 280
—, Teilung von 250
—, temp. Verteilung 543, 544, 561, 564
—, Tiefenausbreitung 338, 355, 356, 358
— tripos 154
— —, Autotomie von 197
— —, Chemismus 655f.
— — der Sargassosee 478
— —, Größenunterschiede von 233
— —, leuchtend 294, 306

Digitized by Google

Ceratium tripos, Mengen im Meere 592
— —, temp. Verteilung 563
— —, Tiefenverbreitung 358
— -typen, atlantische 477
— volans, temp. Verteilung 563
Ceratocorys als Warmwasserform 478
— horrida 476, 478 Anm.
—, Tiefenausbreitung 358
Cercaria haimeana 621
Cercopagis robusta 424
Cercocystis-Arten in Copepoden 621
Ceriantharien, geogr. Verbreitung der 485
Cerianthus membranaceus, temp. Verbreitung der Larven 568
— —, Tiefenausbreitung der Larve von 361
Ceriodaphnia pulchella 243, 407
— quadrata, temp. Verteilung 548
—, temporale Variation bei 242
Ceriodaphnien im Heloplankton 405
Cestidae 40, 204
Cestoden in Copepoden 621
Cestus 40, 285
— veneris, geogr. Verbreitung 485
Chaetoceras (= Chaetoceros) 36, 70, 176, 674
— als Nahrung 635
— atlanticum 470
— bacteriastroides, Tiefenausbreitung 358
— boreale 431
— bottnicum, Tiefenverbreitung 356
— buceros, Tiefenausbreitung 358
— caspius 423
—, Chemismus 655
— contortum mit Richelia 617
— criophilum 471
— curvisetum, temp. Verteilung 563
— danicum 430, 431
— —, Tiefenverbreitung 356
— decipiens 471
Chaetoceras-Formen, degenerierte 441
—, Gallerthüllen bei 193
— gracile, euryhalin 430
—, grönländische 608
— in Warmmeeren 479
—, Mikrosporenbildung bei 265
— radians, euryhalin 430
— radiculum, Tiefenverbreitung 357
— -Reste im Globigerinenschlamm 647
—, Schwebeapparate bei 191
— subtile 423
—, temp. Verteilung 560 f.
—, Tiefenausbreitung 355, 356, 357, 358
—, Torsion der Zellenketten 194
— whigami, temp. Verteilung 563
Chaetognathen, geogr. Verbreitung 487
—, holoplanktonische 438
—, Körper der 223
—, Tiefenausbreitung 362
Chaetoplankton 191
Challengeria naresii 234
— xiphodon 234
Challengeriden 42, 360
—, geogr. Verbreitung 482
—, Größenzunahme der 234
—, ontog. Wanderung bei 378
— -Schicht 360
—, Tiefenausbreitung 361
—, Volumsunterschiede bei 233
Challengeron armatum 234
— naresi, Tiefenausbreitung 361
Chara 396
Charakterpflanzen 469* Anmerk.
Charybdea marsupialis, geogr. Verbreitung 484
Charybdeiden, geogr. Verbreitung 484
Chauliodus sp. Leuchtorgan 317
Chimopelagische Planktonten 374*, 376, 377, 378
Chiridius, leuchtend 299
Chironomus-Larven als Nahrung 640
Chironomus-Larve, Paedogenese der 271
Chlamydomonas 94
Chlamydopleon aculeatum 433
Chlorophycee, eine rote 279
Chlorophyceen 16, 91, 96
—, Gallertmantel bei 195
— im Brackwasser 430
— im Flußplankton 416, 417
— im Tanganjika 425
—, temp. Vertlg. 542, 543
— -Seen 527, 542
Choanoflagellaten, epiplanktonisch 401
Chorda filum 672
Chromatium 94
Chromidienbildung 260
Chromophyton 96
— rosanoffi 285, 286
Chroococcaceen 96, 538
—, Schleimbildung 192
Chroococcus limneticus im Winter 537
Chrysaora 165
—, Farbe der 277, 282, 611
—, Farbstoff der 287
—, temp. Vertlg. 569, 571
Chrysomitren von Velella 379
Chrysomonadinen 158
— als Nahrung 635
— in Radiolarien 614
—, Tiefenverbreitung 355
Chydorus im Heloplankton 405
— sphaericus 281, 400
— —, Ernährung des 629
— —, polyzyklisch 261
Chytridiacee 616, 617
Ciliaten 183, 202
Circalia stephanoma 484
Cirripedien, Larve apoder 620, 621
— -Larven, geogr. Verbreitung 487, 488
—, Nahrung der 631
—, temp. Vertlg. 577, 578, 579
— -Nauplien, phototaktische 385
—, Progressivbewegung der 389
—, Schwebeapparate der 209

Digitized by Google

Cirripedien, vert. Wanderung 375
—, Tiefenausbreitung der Larven 364
Cladoceren, absterbende Eier der 399
— als Nahrung 635, 644, 679
—, Augen der 322, 324, 326
— aus dem Kaspisee 424
—, Besiedelung durch 513
—, buntfarbige 283
—, Chemismus 655
—, Darmkanal 623
—, Dauereibildung bei marinen 262
— der Sargassosee 447
—, Einwanderung ins Süßwasser 510
—, Entwicklung 511
—, Ephippien 96, 515
—, Ernährung 629
—-Fauna, die heutige 259
—, Formveränderungen bei marinen 243
—, Fortpflanzung der 258, 259, 261
—, geogr. Verbreitung 28, 487, 520, 528, 532, 533
Cladocere, hängend am Wasserspiegel 116, 189
Cladoceren, Helme der 207
— hochgelegener Gewässer 236
— im Baikalsee 426
— im Brackwasser 432
— im Flußplankton 435
— im Heloplankton 405
— in nahrungsarmem Wasser 680
—, Kopfformen gezüchteter 247
—-Kulturen 168
—-Larve 511
—, Lebensdauer der 271
—, limicole 397
—, Männchen aus Dauereiern der 261
—, monozyklische 399
—, Nackenorgan der 396
—, neritische 441, 442
—, Parasiten der 618
—, Parthenogenese bei 258
—, phototaktische 385
—, Ruhezustände der 256
—-Schwärme 597
Cladoceren, Schwebeeinrichtungen der Dauereier der 209
—, semilimicole 397
Cladocere, spärliche Funde einer 555
Cladoceren, temp. Vertlg. 548, 576
—, Tiefenverbreitung 335, 364
—, vadale planktonisch 400
—, vert. Wanderung 350 f.
—-Zone 345
—, zyklische Variation der 242
Clathrocystis 94, 96, 99, 114
— aeruginosa 94, 676, 677
— —, temp. Vertlg. 536 f.
— als Nahrung 629
—, Tiefenausbreitung 339
Clausocalanus furcatus 436
Cleodora, leuchtend 297
Climacodium, als Warmwasserform 473
Clio australis 495
— borealis als Nahrung 642, 658
Clione limacina, geogr. Verbreitung 493
— —, Größenunterschiede der 233
Clio, Schalen im Pteropodenschlamm 648
— sulcata 495
Closterium cornu im Heloplankton 407
Clupea sprattus 641
Clupeiden, Distomen der 622
—, Kiemenfilter der 636
—, Nahrung der 637
Cnidaria 40
Coccolithen als Sedimentschicht 646, 647
— im Darminhalt 631, 632, 633
—-Kalke 647, 650
—-Schlamm 646, 647
Coccolithophora wallichi 15, 449
—, geogr. Verbreitung 479
Coccolithophoriden 15 f., 449
— als Kalkträger 590
— als Nahrung 629, 635
— im Meerschleim 669
Coccolithophoriden in Bodenablagerungen 479
—, nächtliche Vermehrung 267
—, Tiefenverbreitung 355
—, Volumbestimmung derselben 179
Coccosphaeren 148
Codonella 35
Coelechinus wapiticornis, Tiefenausbreitung 360
Coelenteraten 450
— als Planktonzehrer 645
—, Autotomie bei 611
—, fossile 449
—-Kreis, Farbstoffe im 287
—, Leuchtorgane der 308
—, Nahrung der 631
—, Schwebeeinrichtungen 203
—, temp. Vertlg. 568
—, Tiefenausbreitung 361
—, vert. Wanderung der 375
Coelodendrum furcatissimum, Tiefenausbreitung 360
Coelosphaerium 537, 542
Coelosporidium 618
Coleps hirtus, Ernährung von 545
— viridis, Ernährung von 627
Colliden 449
— als Leitformen 360
Collidenschicht 360
Collosphaera huxleyi, temp. Vertlg. 566
Collozoum, -oen 39, 40, 71
— inerme, temp. Vertlg. 566
— mit Algen 614
Colobonema im Warmwasser 484
— sericeum, Tiefenausbreitung 361
Conaria 378, 379
Conchariden, Volumsunterschiede bei 233
Conchoderma auf Sargassum 446
Conchoecia belgica, geogr. Verbreitung 487
— borealis, geogr. Verbreitung 487
— caudata, Tiefenausbreitung 364
— daphnoides 207

Digitized by Google

Conchoecia mamillata, Tiefenausbreitung 364
— obtusata, geogr. Verbreitung 487
— spinirostris 623, 624
—, Tiefenverbreitung von 233
— valdiviae, Farbe der 278
Conchoecien, Tiefenausbreitung 364
Conchopsis 361
Coniferenpollen 630
Conjugaten im Meere 430
—, Scheibenform der 195
Conochilus 527
— unicornis, Tiefenverbreitung 345
— volvox im Brackwasser 432
Constantia branicki 426
Copelaten, Gehäuse der 224
—, geogr. Verbreitung 495
—, holoplanktonische 438
Copepode, der größte Süßwasser- 531
—, in Salzseen 422
— mit Apoblema 622
Copepoden 37, 40, 119, 125, 154, 674
—, Aesthetasken der 391
— als Nahrung 168, 327, 579, 590, 629, 633f. 635, 638, 644
— als Strömungsweiser 108
—, Antennen der 212
— an Wasservögeln 514
—, Bewegungen der 610
—, biolog. Varietäten bei 262, 550
—, blaues Pigment einiger 288
—, buntfärbige 283
—, Chemismus 656f.
—, Dauereier der 256
— der Elbemündung 269
— der Sargassosee 447
—, Eier von 210, 451
—-Ei mit Parasiten 618, 619
—, eingetrocknete 514
—, Einwanderung ins Süßwasser 510
—, Ektoparasit der 621
—, emporschnellende („fliegende") 2, 188
—, enorme Fruchtbarkeit 254
Copepoden, Entwicklung der 511
—, Entwicklungszyklus 271
—, Ernährung der 397 Anm., 630, 631
—, eßbare 678
—, Farbe der 276, 277
—, Fluchtversuche der 609
—, Fortpflanzungsverhältnisse 63
—, fossile Eier der 450
—, geogr. Verbreitung 489f., 528, 532, 533, 608
— im Baikalsee 426
— im Brackwasser 433
— im Flußplankton 412
— im Heloplankton 405
— im Suezkanal 427
— in Bitterseen 426, 427 Anmerk.
— in Salpen 611
—, Lebensdauer der 269
—, Lebensgeschichte mariner 270
— Leuchtdrüsen der 308, 309
—, leuchtende 299, 310, 320
—, Mengen im Meere 592f.
—, Muskeln in Foraminiferen 618
—-Nauplien, nächtliche Verwandlung der 267
—, Ölkugeln der 207, 213
—, ontog. Wanderung von 377
—, ozeanische 440
—, Parasiten der 618, 621
—, phototaktische 385, 386
—-Plankton, Fettgehalt 659
—, praeglaziale 518
—, rheotaktische 389
—, rote 90, 92, 164, 278, 279, 280
—, Schmuckfarben mariner 283
—-Schwärme 92
—, Schwebeeinrichtungen der 208
—, temporale Variation bei 243
—, temporale Vertlg. 577f.
—, Tiefenausbreitung 118, 335, 362, 363, 371, 373, 374
—, Trockensubstanz der 654f.
—, unter hohem Druck 102
Copepoden, vertik. Wanderung 351, 375
—, Warmwasser- 69
—, Wirte von Apoblema 574
—-Zone 345
—, Zyklomorphosen bei 250
Copepode, Progressivbewegung 390
Copepoditstadien, leuchtend 300
Copilia 69, 164
—, geogr. Verbreitung 489, 506
—, gleichmäßige Verteilg. von 596
— hendorffi 491, 506
— —, Tiefenausbreitung 363
—, Körperform 209, 213
— lata 489
— mediterranea 69, 491, 506
— — der Sargassosee 447, 448
— —, temp. Vertlg. 578
— mirabilis 490, 506
— vitrea 489, 506
Corambe sargassicola 446
Cordylophora, Ernährung der 643
— lacustris 510
Coregonen, Standortwechsel 337
—, Tiefsee- 102
Coregonus albula 638
— exiguus 638
—, Nahrung der -Arten 637
— oxyrhynchus 638
— schinzii 637, 638
Corethra-Larve, hemilimnetisch 402
—-Larven, Bewegungen der 609
— —, hydrostat. Apparat bei 214
Corethron-Arten, Tiefenverbreitung der 357
—, Mikrosporenbildung bei 265
Corniger maeoticus 433
Corolla, geogr. Verbreitung 493
Corvina nigra, temp. Verteilung der Jungfische 582
Corycaeiden, Körperform 209
Corycaeus elongatus 617
—, Tiefenausbreitung 362

Digitized by Google

Coscinodiscen 175
— als Nahrung 635
—, Schwebeeinrichtungen 193
—, Übergewicht bei antarktischen 232
Coscinodiscoideen, Tiefenverbreitung 357
Coscinodiscus aralensis 423
— curvatulus 190
—, Fettgehalt 659
— im Brackwasser 36
—, Mikrosporenbildung bei 265
— radiatus 649
—, temp. Vertlg. 560
—, Tiefenausbreitung 83, 357, 358, 370
Cosmarium 94, 676
— im Cryoplankton 62 Anm.
—, Tiefenverbreitung 338
Cotylorhiza, Farbe der 282, 611
—, temp. Vertlg. 569, 570
Crambessa 37
— tagi 432
Cranchiaden, Augen der 328
—, Körperform der 219
—, leuchtend 298
Cranchiae 219
—, Cephalopode a. d. Familie der 450
Cranchia, Farbe der 281
Craspedote 439, 484
Craspedotella pileolus 629
Creseis als Nahrung 634
— conica 217
—, leuchtend 297
—, temp. Vertlg. 580
— virgula 217
Crinoiden 454, 645
—-Gattung, jurassische 223
Crossata brunnea, Tiefenausbreitung 361
Crustaceen 119, 155
— als Nahrung 625
—, Augen 322, 326, 327
—, Ernährung der 371
—, Farbe haliplanktonischer 276
—, Farbstoffe der dekapoden 287
—, „Flugvermögen" der 188
—, geograph. Verbreitung planktonischer, mariner 487 f.
Crustaceen im Flußplankton 414, 415
— im Heloplankton 408
— im Meerschleim 670
— in Kieselschwämmen 646
—-Larven 164
— —, Schwärmzeit der 269
—, leuchtende 299
—, litorale 168
—, Nahrung der 631
—, nyktipelagische 374
—, phototaktische 384
—-Plankton, Fettgehalt 659
—, Reste im Globigerinenschlamm 647
—, rheotaktische 389
—, rote 89, 92
—-Schwärme 596
—, Schwebeapparate der 191
—, Schwebeprinzipien bei 213
—, Tiefenausbreitung 63, 362, 369
—-Tümpel 679
—, tychopotamische 412
—, vert. Wanderung 375
Crustaceorubin 287
Cryodraco 369
— antarcticus 381
Cryoplankton 62 Anm.
Cryptoniscus, temp. Vertlg. 579
Ctenophorae 40
Ctenophoren, Dissogonie bei 271
—, Fangfäden der 625
—, geogr. Verbreitung 485
—, holoplanktonische 438
—, leuchtende 296, 297
—, Leuchtorgane der 308
— mit Zooxanthellen 614
—, Nahrung der 632
—, Parasiten der 620, 622
—, Sphaeroidform 204
—, temp. Vertlg. 571
—, Tiefenausbreitung 361
—, vert. Wanderungen 392
Cucujo 297
Culex 214
Cumaceen, vert. Wanderung der 376
Cunina, Farbe der 281
— parasitica 620
Cupulita, arktisch 484
Cuthona pumilis 446
Cyanea, blauer Farbstoff der 287
— capillata im Brackwasser 432
— i. Kaiser-Wilhelm-Kanal 37, 428
— und Jungfische 282, 615
Cyanokrystallin 287
Cyanophyceen im Flußplankton 415, 517
—, temp. Vertlg. 538, 539
—, tropische 544
Cyclocaris guilelmi 491
Cyclocypris laevis, im Heloplankton 405
Cyclopiden, Besiedelung durch 513
—, Eizahl bei 253
—, Ernährung der 630
—, Impfung mit 681
— in der Sublitoralzone 398
— in nahrungsarmem Wasser 680
—, Schwebeeinrichtungen der 208
—, semilimicole 397
—, temp. Vertlg. 549 f.
—, Tiefenverbreitung 335
—, tropische 531
—, vadale 397
Cyclops albidus geotaktisch 389
— als Nahrung 637, 638
—-Arten im Heloplankton 405
— bicuspidatus 423
— Farbe des 277
—, Farbstoff des 287
— leuckarti, Alter der Nauplien des 270
— —, Lebensdauer des 269
— —, temp. Vertlg. 549
— —, Tiefenverbreitung 345
— —, vert. Wanderung 348, 349
— im Litoralgebiet 398
— oithonoides, geogr. Verbreitung 529
— —, temp. Vertlg. 549
— phototaktisch 387
—, rote 94
— strenuus als Fischnahrung 611
— —, biolog. Varietäten 262
— —, Eizahl bei 253, 254

Digitized by Google

Cyclops strenuus, Farbe des 278, 281
— —, Lebensdauer des 269
— —, temp. Variation bei 243
— —, temp. Vertlg. 549, 550
— —, Tiefenverbreitung 345
— —, vert. Wanderung 349
—, vert. Wanderung 350 f.
— vicinus 638
— viridis, planktonisch 400
Cyclosalpa affinis 497
Cyclosalpen, geogr. Verbreitung der 497
Cyclosalpa floridana 497
— pinnata 497
— virgula 497
Cyclotella caspica 423
— comta 193
— der Alpen 541
Cyclotellen alpiner Seen 62, 527
— als Nahrung 629, 630
—, Auxosporenbildung bei 251
—, Formänderungen bei 246
Cyclothone, Farbe der 279
— livida, geogr. Verbreitung 500
— signata 369
Cydippen, Ernährung der 623
— in der Antarktis 485
—, Nahrung der 632
Cymatopleura 538, 542
— elliptica 341
— solea 341
Cyphoderia 412, 513
Cyphonautes 219
— der Sargassosee 447
—, Schwebeeinrichtung 220
—, temp. Vertlg. 581
Cypridina hilgendorfi 300
Cypridinen, Leuchtorgane der 311
Cypridiniden, Ernährung der 631
Cyprismergel 518
Cypris planktonisch 208
Cyprisstadien, temp. Vertlg. 577, 579
Cysten bei passiver Wanderung 514
—, dornige 210
Cystococcus 62
Cystoflagellaten 154, 629
Cytharocylis denticulata 567
—, temp. Vertlg. 567

D.

Dactyliosolen laevis 472
Dactylostomias 226, 302
— ater 304
Dämmerungszone 365
Daphnia als Nahrung 638
— -Arten, Eizahl bei 253
— atava 518
—, Augen 322
— cucullata 96, 548, 555
—, Farbstoff der 287
— hyalina, Färbungsunterschiede bei 281
— —, Häufigkeit 555
— —, vert. Wanderung 348
— longispina als Fischnahrung 611
— —, Eizahl 253
— —, Ephippien von 514
— —, geogr. Verbreitung 520
— —, Färbungsunterschiede 281
— —, Tiefenverbreitung 345
— —, vertik. Wanderung 347
— pulex mit Amoebidium 618
— —, Tiefenausbreitung 63, 346
— pulicaria, vert. Wanderung 348, 349
— rectifrons, buntfärbig 283
— retrocurva, vert. Wanderung 348, 349
—, Tiefenausbreitung 345
— -Weibchen, Ephippien der 258
Daphniden als Beute 327
Daphnidenaugen 324
Daphniden, ephippientragende 114
—, Färbungsunterschiede bei 281
Daphnie aus Cyprismergel 518
Daphnien, Austrocknen der 257
—, als Nahrung 545, 638, 644
Daphnien, Bewegungen der 610
— der Hochalpen, ihr Bau 236
—, Ernährung der 248, Anm., 629
—, Fortpflanzungsperiode der 254
— im Flußplankton 415
— im Litoralgebiet 398
—, Impfung mit 681
—, Parthenogenese bei 250
—, phototaktische 387, 388
— und Salzgehalt 37
—, Zucht in Nährlösung 118, 661
—, zyklische Variation der 242
Dauereier 61, 63, 95, 251
— bei marinen Cladoceren 441
— bei passiver Wanderung 514
Dauerei von Diaptomus vulgaris 257
Dauersporen der Diatomeen 70, 264, 378, 441
Dauersporengeneration 68, 236
Decapode, Farbe eines planktonischen 276
Decapoden an Sargassum 446
—, bathypelagische 366
— der Sargassosee 283
—, im Brackwasser 433
Decapodenlarven als Nahrung 640
— der Sargassosee 447
—, geogr. Verbreitung der 491
—, temp. Vertlg. 579
Decapodenlarve, rheotaktische 389
Decapodenlarven, Tiefenausbreitung 366
Decapoden, leuchtende 300
—, marine im Süßwasser 263
—, Schwebvermögen der 212
—, Tiefenausbreitung 365
Delphine 120
Dendronotus 190
Denitrifikationsbakterien 602

Digitized by Google

Depressionszustände parthenog. Generationen 260
Dermogloea limi 670
Desmidiaceen 16, 28, 62 Anm., 94, 689
— als Copepodennahrung 630
— im Heloplankton 406, 410
—, nicht marin 430
—, Scheibenform der 195
Desmidiaceenseen 543
Desmidiaceen, temp. Vertlg. 542
—, tropische 527 Anm.
Desmomyaria 40, 497
Desmonema 485
Desmoplankton 469, 470, 565
Detritus 157
— als Nahrung 629
— als Indikator der Wasserverschmutzung 412
Detritusfresser 630, u. f.
Detritus im Flußplankton 410
—, pseudolimnetisch 402
Dexiobranchaea ciliata 633
Diaphanosoma brachyurum 407
— — im Brackwasser 432
— —, temp. Vertlg. 548
— —, vert. Wanderung 348
— fluviatile 433
—, Schwärmzeit 549
—, Tiefenverbreitung 345
—, vert. Wanderung 351
Diaptomiden 13
—, afrikanische Plankton- 531
—, Bewegungen der 610
— der Vulgarisgruppe 530
—, Einwanderung der 519
— endemische oder seltene 520
—, Ernährung der 630
—, Farbe der 277, 281
Diaptomidenverbreitung u. Vogelzugstraßen 516
Diaptomiden, zirkummediterrane 530
Diaptomin 287
Diaptomus acutilobus 531
— alluaudi 530
— als Nahrung 638
—, alte Süßwassergattung 526
Diaptomus amblyodon 531
— annae, temp. Vertlg. 550
— bacillifer 422
— —, Einwanderung 521
— —, Eizahl von 254
— —, Farbe des 278
— —, geogr. Verbreitung 530
— —, vert. Wanderung 347
— biseratus 530
— buntfärbig 283
— denticornis, Entwicklungsdauer 270
— —, Farbe des 277
— —, geogr. Verbreitung 530
— —, temporale Variation bei 244
— —, temporale Vertlg. 552
— —, Tiefenverbreitung 345
— doriai 531
— drieschi 531
— -Eier 257
— etruscus 530
—, Farbe des 277
—, Farbstoff des 287
— galebi 531
— gracilis 251
— —, Antenne von 244
— —, Eizahl bei 253
— —, geogr. Verbreitung 521, 530
— —, Häufigkeit 555
— —, Lebensdauer des 269, 270
— —, temporale Variation bei 244
— —, temporale Vertlg. 550
— —, vert. Wanderung 349
— —, vikariierend 527
— graciloides, Einwanderung 519
— —, Eizahl bei 253
— —, Entwicklungsdauer des 270
— —, Farbe des 277
— —, geogr. Verbreitung 520
— —, vikariierend 527
— henseni 433, 435
— incongruens 531
— in der Vadalregion 399
— intermedius 335, 530
— laciniatus der Ostalpen 521
Diaptomus laciniatus, Einwanderung 519
— —, Entwicklungsdauer des 270
— —, Lebensdauer des 269, 270
— —, nordisch 520
— —, temp. Vertlg. 552
— —, vert. Wanderung 349
— laticeps 520, 530
— lilljeborgi 530
— lumholtzi 531
— minutus, temp. Vertlg. 552
— mirus 517
— orientalis 531
— palaeotatricus 519 Anm.
— paulseni 531
— pectinicornis 530
—, rote 94
— salinus 422
— scutariensis 530
— serbicus 530
— sicilis, temp. Vertlg. 552
— singalensis 531
— steindachneri 530
— steueri, geogr. Verbreitung 520
—, Tiefenverbreitung 345
—, vert. Wanderung 348, [351
— visnu 531
— vulgaris 407
— —, biologische Varietäten bei 263
— —, Dauerei von 257
— —, Farbe des 277
— —, geogr. Verbreitung 530, 531
— —, vulgaris im Heloplankton 405
— —, Lokalrassen 518
—, „Wintereier“ bei 251
— zachariasi 521, 530
Diatoma 94
— elongatum in Salzwasser 430
— —, temp. Vertlg. 539
Diatomee, eine dominierende zurückgedrängt 250
—, Vegetationsform und Dauersporengeneration einer 236
Diatomeen 16, 44, 94 u. f. 154, 164
— als Leitorganismen 470, 475

Digitized by Google

Diatomeen, als erste Ansiedler 513
— als Nahrung 166, 623, 627 u. f., 645
—, antarktische 479
—, arktische 461
— auf Corycaeus 617
— aus Guano 651
— bei der Selbstreinigung des Wassers 683
Diatomeenbelag der Chararasen 399
—, benthopotamische 412
—, Chemismus 655 u. f.
—, Dauersporen der 70, 264, 451
— der Irmingersee 599
— der kalten Meere 529
— der Nordmeere 474
— epiplanktonische 401
Diatomeenerde 651
Diatomeen, Fettgehalt 659
— Fortpflanzungsweise 265
—, fossile 449
—, Frühlingsmaximum der 586
Diatomeengattungen, Tiefenausbreitung 370
Diatomeen, geogr. Verbreitung 469 u. f.
— -Goliath 190
—, grünliche Wasserfärbung durch 608
Diatomeengytje 652
Diatomeen, holoplanktonische 438
— im Flußplankton 410, 415
Diatomeenschalen im Globigerinenschlamm 647, 650
Diatomeen im Meerschleim 669 u. f.
— im Radiolarienschlamm 649
Diatomeenschale im roten Tiefseeton 649
Diatomeen im Tanganjika 425
— in Radiolarienstacheln 614
— in Salzseen 423
— in Teichseen 404 Anm.
—, kettenbildende 191
Diatomeenkiesel 651
Diatomeen, leuchtende 293
—, Lichteinfluß auf 276
Diatomeen-Maximum 95
—, Mengen 25 u. f., 62 u. f. 592
—, meroplanktonische 439
—, Nahrung der Infusorien 545
—, neritische 440, 441
—, ozeanische, arktische 471
—, Ölkügelchen der 280
—, Peridineen Antagonisten der 473
Diatomeenplankton im Brackwasser 430
Diatomeen, planktonische 196
Diatomeenplankton, monotones 473
—, profundale im Plankton 400
Diatomeenrasen 400
Diatomeen (Rohvolumen) 177
—, Sauerstoffentwicklung der 39
Diatomeenschalen 173, 429
— in Radiolarien 613
Diatomeen, Scheibenbildungen unter den 190
Diatomeenschlamm 15, 646, 648
Diatomeen, Schönheit der 689
—, Schwebeeinrichtungen 192
—, Schwebesporen der 378
—, sperriger Bau der Plankton- 610
—, Süßwasser- im Meere 429, 430
—, temp. Verteilg. 538 u. f. 554, 559 u. f.
—, Tiefenausbreitung 355 u. f.
—, Variationsbreite der 232
Diatomeenvegetation, im Herbst 536 u. f.
Diatomee, Vermehrung 83, 268
Diatomeenwucherung 343
Diatomeen, Zählen der 183, 184
—, Zerfall der 343
Dictyochidengehäuse 613
Dictyocysten, geogr. Verbreitung 479
Dictyocysten, temp. Vertlg. 567
Dictyopodium 201
Didinium 545
Difflugia, Besiedelung durch 513
— hydrostatica 197
— —, planktonisch 400
— —, temp. Vertlg. 545
Dileptus 515, 545
— tracheloides 240
Dinobryon 94
— als Nahrung 627, 633
—, Cystenbildung 343
— divergens, temp. Vertlg. 544
—, Nahrungsaufnahme 627
— sertularia 94, 407
— —, temp. Vertlg. 544
— sociale, temp. Vertlg. 544
— stipitatum, temp. Vertlg. 544
—, temp. Vertlg. 544
—, Tiefenverbreitung 338
Dinobryen, Variabilität der 239
Dinoflagellaten als Nahrung 629
Dinophysis acuta, temp. Vertlg. 561
— granulata 631
Diphyes 70, 296, 485
— arctica 484
— bipartita, geogr. Verbreitung 484
Diphyiden als Phronimidenwohnung 612
Diplodontus 95
Diplopsalis caspica 423
— Tiefenausbreitung 358
Diplosiga frequentissima 617
Dipnoer 510
Dipterenlarven im Litoralgebiet 398
Discoideen 190, 199
Discoplankton 190
Discoplea sorrentina 293
Discosphaera, geogr. Verbreitung 479
Diselmis 91
Dissomma anale, Auge 330
Dissogonie bei Ctenophoren 271, 272
Distephanus speculum 618

Digitized by Google

Distomen aus Planktonten 622
Distomum clavatum 446, 621
Diurella tigris 617
Doliolen, geogr. Verbreitung der 496
—, Tiefenausbreitung 367
Doliolum gegenbauri 497
— krohni 497
— mülleri 497
— tritonis 497
Doriopsis 190
Dorsch 37, 167, 657
Doto pygmaea 446
Dreyssensia, hemilimnetisch 402
— im Kais.-Wilh.-Kanal 428
Dreyssensialarve 511, 536, 537
—, Nahrung der 634
Dreyssensia polymorpha, Trochophoralarve von 218
—, Veliger-Larve der 263
—, vertikale Wanderung der 643
Drückerfisch 446
Düngung 408, 417
Dunaliella als Nahrung 636, 679
—, Farbe der 280
— salina 91, 100, 168
Dysphotische Region 83
— Vegetation 357

E.

Echinocardium 93
Echinodermen, Farbstoffe der 287
— in Kieselschwämmen 646
Echinodermenlarve 45, 46, 93, 164
—, geogr. Verbreitung 485
—, grüne 277
—, Kalkskelett der 220
—, Leuchtvermögen 297
—, Nahrung der 632
—, Schwärmzeit 269
—, temp. Vertlg. 572
—, Tiefenausbreitung 361
Echinodermen, Reste im Globigerinenschlamm 648
Echinodermen von Spitzbergen 644
Echinomysis chuni 365
Echinopluteus, temp. Vertlg. 572, 573
Echinorhynchen, Embryonen in Phronimiden 621
Echinospira, Farbe der 281
— -Larve 215
—, temp. Vertlg. 580
Echiuruslarven, grüne 277
—, Nahrung der 632
Echt limnetische Planktonten 401*
Eier, leuchtende von Fischen 302
—, plankt. Fisch- 37, 130
Eiersättel einer Daphnie 514
Eingeweidewürmer, planktonisch 621
Elaphocaris 211, 212, 213
Eleutheria claparèdei 620
— krohni 620
endogenetisches Plankton 586*
Engraulis encrasicholus 582, 640
Enten, wilde 514
Entomostraken 2
— als Nahrung 611, 631, 636, 643
—, antarktische Süßwasser- 532
—, Einwanderung aus dem Norden 517
— -Eier 209
—, Farbstoffe roter 287
—, hängend am Wasserspiegel 189
— im Flußplankton 411
— limicole 397
—, phototaktische 52, 393
—, Öltropfen der 207
—, Tiefenverbreitung 336
—, zyklische Variation der Süßwasser- 242
Entophlyctis rhizosoleniae 616
Ephippien, der Daphnien 95, 114, 258, 401, 514, 515, 635
Ephippium als Schwimmapparat 209
— im Fischdarm 515
Ephyren, temp. Vertlg. 568
Epibenthos 370 Anm.
Epiphyten 616
Epiplankton, -planktonten 363, 370 Anm., 401*, 579, 616
Epischura als Nahrung 638
—, vert. Wanderung 348
Epistylis lacustris, planktonisch 401
Epitokie 266
Erdöl 653, 654
Erichthus 211
Eryoneicus 366
Eryonidea 366
Esca 2, 640
Ethologie 5
Eubosminen 529
Eucalanus attenuatus 363
— vadicola 486
— von einer Siphonophore gefangen 625
Eucampia 36, 236, 473
Euchaeta, leuchtend 299
— norvegica 363
— —, geogr. Verbreitung 489
— —, Größenunterschiede 233
—, Tiefenverbreitung von 233
Eucharis 130, 169, 632
—, Dissogonie bei 271, 272
—, Farbe der 277
—, irisierende 285
—, temp. Vertlg. 572
Euchetomera 365
Euchirella venusta 362
—, Tiefenausbreitung 363
Euconchoecia lacunosa, geogr. Verbreitung 487
Eucopia australis als Nahrung 641
Eucopiden, Nahrung der 631
Eucyphidea 366
Eudorina 94, 278
elegans 93, 195
Euglena 94
— sanguinea 280, 286
— viridis 335, 418
Euglenen als Nahrung 633
Eugleninen, Tiefenverbreitung 93, 355
eulimnetische Planktonten 401*, 408
Euniciden, Fortpflanzungsverhältnisse bei 266

Digitized by Google

Eupelagische Tiefseeablagerungen 646
Euphausia australis als Nahrung 641
—, geogr. Verbreitung 491
— -Larven, leuchtende 308
— pellucida 326, 642
—, Tiefenausbreitung 365
—, vert. Wanderung 381
Euphausiden, Leuchtapparate der 309 u. f.
—, Schwebvermögen der 212
Euphausien, leuchtende 300
—, Nahrung der 631
Euphotische Region 83
Eupotamische Planktonten 412
Euprimno macropus **623**
eurybath 362, 373*
Eurycercus lamellatus 552
euryplethar 362, 365, 373*
Eurytemora 62, 92, 123
— affinis im Brackwasser 433, 435
—, geogr. Verbreitung 529
—, Herabsetzung der Sinkgeschwindigkeit bei 209
— hirundo in der Ostsee 433
— lacustris, geogr. Verbreitung 526, 529
— velox, geogr. Verbreitung 526
eurytherm 61*, 68 u. f.
Euthemisto libellula 491
Eutreptia 268, 277, 629
— lanowi **93**
— — als Leitform 418 Anm.
Eutreptien im Meerschleim 669
Evadne 35
— als Nahrung 631
—, Auge 322
—, Formveränderung bei 243
— im Brackwasser 432
—, neritisch 441
— nordmanni als Leitform 578
— —, Auge 323
— —, geogr. Verbreitung 487
— producta **424**
— spinifera **189, 442,** 447
— —, geogr. Verbreitung 487
Evadne, temp. Vertlg. 576, 577
— tergestina, geogr. Verbreitung 487
—, vikariierend 586
Exocoeten 188, 498
Exuviaella baltica, Vermehrungsfuß der 268

F.

Fadenbakterien an Volvox **619**
Fangplankton 153
Feuerwalzen 223
—, Farbe der 281
—, leuchtend 300
—, Tiefenausbreitung 367
Fierasfer 390, 582
Finnwal 641, 642
Finte, Ernährung 662
Fiona 190
— marina 446
Firola **216**
Firolen, Nahrung der 634
Firoloides, temp. Vertlg. 581
Fischbrut, Aufzucht der 168, 682
—, Wanderungen der 684
—, Wasserschlauch als Feind der 644
Fische als Nahrung 640
— an Sargassum 446
— der Sargassosee 283
—, fliegende der Sargassosee 446
—, fliegende, geogr. Verbreitung der Eier 498
— Fruchtbarkeit der 254
Fischeier 130
— als Nahrung 640
—, geogr. Verbreitung der 37, 498, 499
—, Ölkugeln in 225
—, temp. Vertlg. 582
—, Tiefenausbreitung 368
—, Vertlg. im Meere 684, 685
—, Zeitpunkt des Versandes 273
Fische im Süßwasser 510
—, kleine als Nahrung 634
—, leuchtende 302, 317
—, Massensterben der 674
— mit Trichodina 619
—, planktonfressende 624
Fische, Wanderung in die Tiefsee 452
Fischlaich, Passatstaub, gedeutet als 97
—, vernichtet durch Oscillatoria 676
Fischlarven als Nahrung 631
—, Anpassung der 226
—, nächtliches Ausschwärmen der 267
—, Nahrung der 635
—, Tiefenausbreitung 368
Fischteiche, Nährwert 513
Flagellat, ein antarktischer 474
Flagellaten 99
— als Nahrung 635
— des Urplanktons 451
—, Encystierung der 197
—, Ernährung der 628
—, Fallschirme der 191
—, fossile 449
— im Brackwasser 432
— im Flußplankton 410, 415, 416
—, leuchtende 293, 319
—, Nahrung des Coleps 545
Flagellatenplankton, monotones 544
Flagellaten, Parasiten der 618
—, parasitische 618
—, Schweben der 196
—, Süßwasser- im Brackwasser 430
—, Tiefenverbreitung 355
—, Zählung der 183
Floscularia pelagica im Brackwasser 432
Flugfische, Brustflossen der 226
—, geogr. Verbreitung der 498
—, leuchtender Darminhalt 302, 305
Flunder 37, 657
Flußkrebs, Entwicklung 511
Flußplankton 6
Foraminiferen 154
— als Nahrung 634
—, Ernährung 627, 628
—, fossile 449
—, Gehäuse 429
—, geogr. Verbreitung 479
—, holoplanktonische 438

Digitized by Google

Foraminiferen im Globigerinenschlamm 647, 648
— in der Kreide 650
Foraminiferenkalke 650
Foraminiferen mit Zooxanthellen 614
—, Schweben der 197
Forellenartige Raubfische, Nahrung der 610
Forellen, Nahrung der 638
Formvariation, zyklische 238*
Formwiderstand 229
Fragilaria capucina 342
— crotonensis 25 f.
— —, Formänderungen an 244, 245
— — in Salzwasser 430
— —, Länge der 233
— — mit Epiplanktonten 617
— —, Saisondimorphismus bei 239
— —, temp. Vertlg. 539 f.
— —, Tiefenverbreitung 341
—, Entwicklungsmaximum 538 f.
—, Erklärung der Temporalvariation von 250
—, Gallerthüllen bei 193
—, grönländische 608
— im Flußplankton 410, 416
Fritillaria antarctica 495
— borealis, bipolar 495
— —, geogr. Verbreitung 505
— — im Brackwasser 434
— pellucida mit Parasit 619, 620
— venusta 495
Fritillarien 164
—, geogr. Verbreitung 495
—, temp. Vertlg. 582
Froschlaichtypus der Planktonten 191
Fucus natans 444
Fundulus 37

G.

Gadiden, Eier von, temp. Vertlg. 582
Gadus euxinus, Nahrung 635
Gadus, Jungfische von 282, 615
—, temp. Vertlg. der Jungfische 582
Gaetanus, Tiefenausbreitung 363
Galeerenqualle 116
Galeolaria biloba, arktisch 484
— truncata 484
Gammaride im Baikalsee 426
— als Nahrung 640
Gangfische 102
Ganoiden 510
Garneelen, Junge als Nahrung 640
Gastropoda 40
Gastropodeneier als Nahrung 629
Gastropoden, Farbe der pelagischen 277, 288
—, geogr. Verbreitung 493
—, leuchtende 321
— -Larven 674
— —, Schwebfähigkeit der 215
— —, temp. Vertlg. 580
Gastropoden, Schwebvermögen der 214
Gastropus im Flußplankton 410
Gebia litoralis, Larve, temp. Vertlg. 579
Geobios 5, 70, 402
Gerlachea 369
Geryonia im Warmwasser 484
Geryoniden, Parasiten der 620
Gewebstiere, Volumen derselben 179
Gigantactis, Leuchtorgan 316
— vanhöffeni 303
Gigantella sarsi 581
Gigantocypris agassizi, Leuchtorgan 310
—, Farbe der 278
—, Schale von 208
Glaucus, am Wasserspiegel 229
— atlanticus als Pirat 612
—, Farbe des 282
—, Laich auf Velella 613
—, leuchtend 298
Glaucus, schwimmend 218
Glasschwämme 645
Glattwale 642
Glenodinium 91
— als Nahrung 629
— bipes, temp. Vertlg. 561, 564
— im Heloplankton 408
Globigerina aequilateralis, geogr. Verbreitung 479
— bulloides 198, 628
— —, geogr. Verbreitung 479
Globigerinen als Kalkträger 590, 591
— als Nahrung 645
— als Sedimentschicht 646
—, Nahrung der 627, 628
—, Pigment der 286, 287
—, Pseudopodien der 625
Globigerinenschlamm 15, 646, 647 u. f.
Globigerinen, Schweben der 197
Glochidien 511
Gloiotrichia echinulata, temp. Vertlg. 539
—, temp. Vertlg. 537
—, ungenießbar 630
Gnathophausia calcarata, Leuchtorgan von 310
Goldglänzende Wasserblüte 96
Golenkinia botryoides 407
Gomphosphaeria naegeliana 538, 616
Gonyaulax 99, 425
— im Meerschleim 669 f.
— polygramma 674
— spinifera, temp. Vertlg. 563
Gossleriella tropica 194, 478
Graptolithen 455
Grauwal 642
Gregarina 618
Grönlandwal 642
Grünalgen 96, 630
Guinardia 36, 366, 561
Gymnobranchier, tychopelagisch 190
— sargassicole 446
Gymnodiniaceen, Tiefenverbreitung 355
Gymnodinien als Nahrung 629, 635

Digitized by Google

Gymnodinien, Mengen im Meere 592
—, parasitische 619
—, temp. Vertlg. 561, 564
Gymnodinium 158
— parasiticum 618
— spirale 628
Gymnosomen 366, 633, 634
Gytje 652

H.

Halacarinen 214, 578, 579
Halacarus, Fallgeschwindigkeit von 214
Halcampa 617
Haliarachne, Schleimbildung der 192
Halibakterien, Schweben der 192
Halicreas papillosum, Tiefenausbreitung 361
Halistemma in der Antarktis 485
— tergestina, temp. Vertlg. 571
Halobates, geogr. Verbreitung 493
Halobates micans 189
Halocypriden, Augen 328
—, Nahrung der 631
—, Schalen der 207
—, temp. Vertlg. 578
Halocypris cornuta 365
— inflata 365
Halosphaera 2, 277
—, ontog. Wanderung 378
—, Tiefenausbreitung 370
Halosphaeren, Dauersporenstadien der 264
Halosphaera viridis, temp. Vertlg. 563, 565
— —, Tiefenausbreitung 357, 358
Harpacticiden, 208, 209, 371, 397
Hastigerinen, 197, 627
Hecht 658, 676
Heliozoen, Gallerthüllen und Stacheln bei 198
— planktonisch 400
—, Pseudopodien der 625, 628
—, temp. Vertlg. 545
Heliozoon, Ernährung eines 627
Hemiaulus chinensis, temp. Vertlg. 563
Hemilimnetische Planktonten 402
Hemipelagisch 190
Hemiplanktonisch 256
Hemiurus 574, 622
Hering 2, 639, 640
— Chemismus 657, 658, 659
Hertwigia volvoxicola in Rotatorien 619
Heterocapsa 561, 564, 629
Heterocope, geogr. Verbreitung 520
—, Tiefenverbreitung 345
— appendiculata, geogr. Verbreitung 526, 529
— saliens, geogr. Verbreitung 520
Heteronereiden, leuchtende 297
Heteropoda 40, 450
Heteropoden, Durchsichtigkeit der 611
—, Farbe der 281
—, geogr. Verbreitung 493
—, leuchtend 298
—, Nahrung der 634
—, nyktipelagische 374
— -Reste im Globigerinenschlamm 647
—, temp. Vertlg. 581
—, Schalen der 216, 648
Heterorhabdus austrinus 489
— leuchtend 299
—, Leuchtdrüsen des 308
—, Tiefenausbreitung 363
Hexabranchus 190
Hexactinelliden 645
Hirudineen, limicole 397
Hirundo riparia 641
Histioteuthis, Leuchtorgan 314
Histoneis als Warmwasserform 478
Hochseemedusen, Farbe der craspedoten 281
Hochseeplankton 439
Holopedien, Farbe der 277
—, gallertige Hüllen der 207
Holopedium gibberum 28, 283, 527
— —, geogr. Verbreitung 520
— —, Schwärme von 597
Holopedium, Zweck der Gallerthülle von 610
Holophrya nigricans 545
Holoplanktonische Organismen, 256, 438
Holothurien als Fierasferwohnung 390
—, Farbe der Tiefsee- 278
—, Kalkkörper der 222
—, Larven der 221
Homochromie, Mimetismus durch 276
Homoeonema amplum, antarktisch 484
Hoplophorus 366
Hormiphora, temp. Vertlg. 572
Hornhecht, 225, 226, 582
Hornkorallen, irisierende 284
Hudsonella, Anpassung der 206
Hummer, Chemismus 657
Hummerlarven, temp. Verteilung 579
Hummern, Nahrung junger 631
Hummernzucht 166 u. f. 686, 687
Hyalea, leuchtend 297
Hyalobryon, Nahrungsaufnahme 627
Hyalodaphnia als Nahrung 637
— cristata 207
— —, Kopfform von 242
— im Brackwasser 432
—, vert. Wanderung 351
Hyalodaphnien 166
—, geogr. Verbreitung 520
—, Helme der 207, 247
Hydatina senta, Lebensdauer der 268
Hydra fusca im Limnoplankton 400
— mit Trichodina 619
—, Nahrung von 643
Hydren freischwimmend 400
—, planktonische 189
Hydroiden der Vorzeit 455
—, meroplankt. Larven der 439
—, Metagenese bei 256
—, von Spitzbergen 644
Hydroidmedusen, 118 384

Digitized by Google

Hydroidmedusen, Ernährung der 623
—, Tiefenausbreitung 372
Hydroidpolypen als Planktonzehrer 645
— auf Sargassum 446
—, heliotropische 384
—, irisierende 284
Hydroidstöckchen 451
Hydromedusae 40
Hydromedusen, der Hochsee, geogr. Verbreitung 484
Hydromeduse, Entwicklungskreis einer 620
Hydromedusen im Brackwasser 432
—, leuchtende 293
—, Leuchtorgane der 308
— mit Halcampa 617
Hydromeduse, Planula einer 620
Hydrozoa 40
Hyperia gelba als Nahrung 640
Hyperia sibaginis 433
—, temp. Vertlg. 579
Hyperiden als Einmieter 612
— als Nahrung 645
—, geogr. Verbreitung 491
— im Brackwasser 433
—, Leuchtdrüsen 311
—, ontog. Wanderung 378
—, Parasiten der 621
—, Tiefenausbreitung 365
Hypnotoxin 626
Hypobenthos 370 Anm.
Hypoplankton 370 Anm.

I.

Idiacanthus 380
Idotheen, Farbe der 283
Igelfische 446
Ilyocryptus, limicol 397
Incoronaten, geogr. Verbreitung der 484
Infusionstierchen, leuchtende 296
Infusor, aus Möwenkot 515
—, chlorophyllhaltige 627
Infusorien als Nahrung 628 u. f.
— im Brackwasser 432
—, Impfung mit 681
—, in Salzsümpfen 423
Infusorien, Nahrung der 643
—, Saisonpolymorphismus bei 240
—, temp. Vertlg. 545
Inkubationsdauer der Fischeier 272, 583
Insekt, ein marines, geogr. Verbreitung 493
Insekten als Nahrung 639
— für die Planktonausbreitung 515
—, hydrost. Apparat bei 214
Insektenlarven als Nahrung 638
—, Besiedelung durch 513
— im Flußplankton 411
— im Kais.-Wilh.-Kanal 427
—, limicole 397
Insektenleichen, pseudolimnetisch 402
Interglaziale Einwanderer 521
— Steppenrelikte 521
Interzonar pelagische Planktonten 374*
Irene, temp. Vertlg. 570
Irisierende Planktonten 284
Isobathen 10
Isokrymen 69, 459
Isophycoden 445
Isopoden als Fischparasiten 582
Isopodenlarve, temp. Vertlg. 579

J.

Janthina, Farbe 611
—, Floß der 214
—, geogr. Verbreitung 493 Anm.
—, schwebend an der Wasseroberfläche 189
Janthinen als Laichträger des Glaucus 218
—, am Wasserspiegel 229
— der Sargassosee 446
—, Ernährung der 276, 625
—, Farbe der 277, 282
— in Schwärmen 593
—, Nahrung der 634
—, Radulazähne der 624
—, rotes Sekret sezernierende 285
Johanniskäfer, Leuchten der 291
Jungfische als Nahrung 633
— der Exocoeten 188
— der Pleuronectiden 448
—, Fang der 125, 128, 130
—, Farbe der 282
—, geogr. Verbreitung 498
—, Geschmacksvermögen der 624
— im Meerschleim 670
—, künstl. Zucht mariner 166 u. f. 686, 687
— limnoplanktonische 400
—, Nahrung der 408, 635 u. f.
—, rheotaktische 390
—, Schutzfärbung pelagischer 272
—, temp. Vertlg. 582
— und Quallen 282, 615

K.

Kabeljau 615, 685
Karpfen, Chemismus 658
—, Nahrung des 610, 662
—, Nahrungsaufnahme 640
Karpfenteiche 62, 178
Katagnymene pelagica, Verbreitung u. Entwicklung 263
— spiralis 192, 263, 467 f.
Kernplasmarelation 257
Kieselalgen 96, 634
Kieselschwämme 646
Kieselschwamm, temp. Verteilung der Larven 568
Kirchneriella lunaris 166
Klärbecken 417
Kliesche 37
Knephoplankton 373, 381
Knochenfische, Teleskopaugen 328
Knurrhähne, temp. Vertlg. der Eier 582
Kofoids Gesetz 107, 414
Kommensalismus der Planktonten 282
Konvergenzerscheinung 331
Koralleninseln als Planktonfallen 439
Korallen, Larvenschwärmzeit der 269
—, meroplankt. Larven der 439
—, Reste im Globigerinenschlamm 648

Digitized by Google

Korrespondierende Formen 469* Anm.
Krabben als Köder 640
— der Sargassosee 283
Krabbenzoëen 213
Krebsbevölkerung, limnetische 552
Krebse als Nahrung 634, 644
—, Farbe der 281
— im Süßwasser 510
Krebs, ein vadaler 513
Krebse, Ernährung und Färbung 630
—, Leuchtdrüsen niederer 308
—, leuchtende 293, 299, 302
—, Massensterben 674
—, rote 92
—, Schwarmbildung im Süßwasser 596
—, stabförmige 190
—, Zucht in Nährlösung 662
Krebsfauna im Brackwasser 432
Krebslarven, Nahrung der Sardine 579
—, phototaktische 390
—, Schwärmzeit 461
Kreide 650
Kril 2, 92, 642
Krohnia 70
— hamata 487, 505
Kruster, fossile 450
— im Flußplankton 416
— im Heloplankton 410
—, kleine als Beutetiere 311
—, meroplanktonische 439
—, Rotfärbung der 280
—, temp. Vertlg. 545 f.

L.

Labidocera 390, 391
Labrax lupus, Eier, temp. Vertlg. 583
Lachs 605, 657
Laichzeit der Fische 583
Lamellariidenlarven, temp. Vertlg. 580
Lamellibranchiate, eine planktonische 218
Lamellibranchiaten-Entwicklung 511
Lamellibranchiatenlarven, Schweben der 219
Laminaria 444
Lanceoliden, Tiefenausbreitung 365
Lanzentintinnen **202**
Laophonte mohammed 423
Larus glaucus 641
Larven der Holothurien, Bewegung derselben 221
— von Lophius piscatorius **225**
Lasidien 511
Latenzeier der Daphnien 515
Latreutes 283
— ensiferus 446
Laube, Nahrung der 637
Leander 283
— tenuicornis 446
Leichenregen 63, 343, 371, 502, 602, 603, 633
Leitformen, Planktonten als 513, 578, 585
Leitpflanzen 469 Anm.
Lepadiden, ein Parasit der 621
Lepadogaster, temp. Vertlg. der Jungfische 582
Lepas als Nahrung 634
— auf Sargassum 446
Leptodiscus 614, 629
Leptocephalus 38, 113, 226, 275, 281
—, Ernährung und Wachstum 660
Leptodora 123, 164, 610
— als Nahrung 637, 638
—, Auge 322, 323
—, Ernährung der 629
—, Farblosigkeit der 282
— im Brackwasser 432
— hyalina im Heloplankton 406
— —, temp. Vertlg. 548
— —, vert. Wanderung 348, 349
— in Wassergräben 408
— kindti = hyalina **164**
—, Körper der 207
—, Metanauplius der 511
—, Tiefenverbreitung 345
—, vert. Wanderung 346, 351
Leptomedusen 256
Leuchtbakterien 292, 302, 305
—, Lichtintensität 319
—, Lichtspektrum 319
Leuchtbakterien, pathogene 668
Leuchtfische 150
—, Leuchtorgane 315
Leuchtkäfer 297
Leuchtkrebse 300
Leucifer = Lucifer
Leuciscus rutilus 639
Leukophobie 384, 388, 518
Leydigia fimbriata, vert. Wanderung 350
Limacina als Nahrung 634
— arctica als Nahrung 642, 658
—, Chemismus 658
— helicina, geogr. Verbreitung 493
— —, Größenunterschiede 233
— rangi 495
— retrocurva 495
— retroversa, geogr. Verbreitung 493
—, Schalen im Pteropodenschlamm 648
Limaciniden, Gehäuse der 216
Limnaea als Planktonfischer 643
Limnocalanus 62, 123
— grimaldi 424, 525
— macrurus **269**, **524**
— — als Nahrung 638
— —, ein Relikt 525
— —, Entwicklungsdauer des 270
— —, Tiefenverbreitung 345, 346
—, vert. Wanderung 348
Limnocnida tanganjicae **425**
Limnocodium kawaii **425**
Linceiden 397, 623
Linceus im Heloplankton 405
Liriope cerasiformis im Kaltwasser 484
— hyperbolica 484
— im Warmwasser 484
Lithoptera fenestrata **200**, **448**
Litiopa 283
— melanostoma 446
Litorina litorea 523
Lobelia-Samen 156
Lodde 642

Digitized by Google

Lohmanella catenata **619**, 620
Lokalformen 469
Lomanotus 190
Longipes-Plankton 475
Lophiiden 369
Lophius, Flossen des jungen 226
— Nahrung 635
— piscatorius, Jungfisch von, temp. Vertlg. 582
— —, Kiemenfilter des 624
— —, Larve von **225**
Loricaten, Larve der 213
Lucicutia, leuchtend 299
—, Leuchtdrüsen der 308
Lucifer 190
—, Farbe des 281
—, gleichmäßige Vertlg. 596
—, leuchtend 300
— reynaudi, geogr. Verbreitung 493
—, Stabtypus von 212
—, Tiefenausbreitung 366
Luftnahrung 402, 637, 639
Luidia sarsi, Bipinnaria von **220**
Lycoteuthis diadema **298**
Lyngbya 538, 630

M.

Macrocystis pyrifera 442
Macrostomias 226
Macrurenlarve mit Parasit 579
Macrurenzoëen, Ernährung der 631
Macrurus, Ei von 368
—, Larven von 369
—, vert. Wanderung 381
Maena vulgaris, Laichzeit 583
Magelona-Larven 205, 288, 575
Maidre 2
Makrelen 120, 640
Makrelenhechte, geogr. Verbreitung der Eier der 498
Makroplankton 178, 440, 593, 595
Makrosporen bei Tintinnen 265
Malacosteus indicus **304**
—, leuchtend 302
Malakostraken, Schwebeeinrichtungen bei 211
Maränen 637, 638
Martensia ovum im Polargebiet 485
Massenformen 469* Anm.
Mastigocerca, Gallerte bei 206
Mecynocera 208
Medusen 46, 115, 166, 169, 171
Medusen-Abdrücke 449
Medusen acraspede, geogr. Verbreitung 484
— —, temp. Vertlg. der 569
— als Mietsherren 612
—, blauer Farbstoff der 287
—, craspedote 256, 571
— —, Wassergehalt der 203
Meduse, eine schädliche 668
Medusen, eßbare 677, 678
—, fälschlich, Diatomeen als 175, 176
—, Farbe der craspedoten 281
Medusengastrula 620
Medusen, geogr. Verbreitung 483
—, holoplanktonische 438
— im Brackwasser 432
— im Suezkanal 427
— im Tanganjikasee 425
—, irisierende 284
—, junge geschlechtsreif 271
—, leuchtende 291, 296, 318
—, Leuchtorgane der 308
—, meroplanktonische 439
— mit Zooxanthellen 614
—, nesselnde 626
—, nyktipelagische 374
—, Ortsveränderung der 223
—, Scheiben- und Schirmform 204
—, temp. Vertlg. 558, 559
Medusententakel als Nahrung 632
Medusen, Tiefenausbreitung 104, 361, 374
— und Jungfische 615
—, vert Wanderungen 392
Medusettiden, Tiefenausbreitung 360
Meergeruch 100
Meerschleim 472
Meerwanze, treibende **189**
Melagocercus 367
Megalopharynx 226
Megaptera boops 642
Melanospermeen, Sporen als Nahrung 640
Melibe 190
Melicerta ringens, hemilimnetisch 402
Melosira 25 f., 63
—, Absinken der 343
— crenulata 538
— distans, temp. Vertlg. 539
— granulata 429, 538, 542
— hyperborea 264, **470**
— im Flußplankton 410, 413, 416
— im Meere 430
— mit Rotatorieneiern 617
—, temp. Vertlg. 540 f.
—, Tiefenverbreitung 339
Melosiren als Nahrung 629, 630, 639
—, Dimorphismus als Mutation gedeutet 265
—, Produktionsmaximum der 280
Membranipora auf Sargassum 446
merolimnetische Planktonten 402
meroplanktonische Organismen 256*, 438
Mesobenthos 370 Anm.
Mesoplankton 363, 369, 370 Anm., 593, 595, 623 Anm.
Mesostomen, Besiedelung durch 513
Mesozoen 619
Metagenese 256, 620
Metanauplius der Leptodora 511
Metazoen 153, 154, 203
—, leuchtende 293, 307
—, Leuchtorgane der 308
Metridia, leuchtend 299
— longa 233, 363
— —, geogr. Verbreitung 489
Micrococcus, leuchtender 293
— rhenanus 412
Microcystis 537, 542
Microniscus 577, 579, **621**
Microspira caraibica 306, 466, 467

Digitized by Google

Microspira danubica 412
—, leuchtende 293
— luminosa 306
Miesmuscheln 640, 657, 658
Mikrosporen bei Tintinnen 265
Mikrosporenbildung der Diatomeen 265
Mimetismus durch Homochromie 276
Mimikry der Sargassoseetiere 283
Mimonectes 211, 214
— steenstrupi 210
Mimonectiden, Augen 328
Minyaden, Farbe der 276
Mitraria-Larve 205, 288
Mitraria, Schwebeeinrichtung der 205
— skifera 206
—, temp. Vertlg. 574
Mochlonyx 214
Möwen 641
Möwenkot 515
Moina minuta 431, 433
Molguliden-Larven, Schwärmzeit der 269
Mollusca 40
Mollusken als Nahrung 638
—, Farbe der 288
—, fossile 450
—, geogr. Verbreitung mariner, plankton. 493, 494
—, Kalkmergel 651
Mollusken-Larven, Farbe der 277
— im Meerschleim 670
Mollusken, Larvenlebensdauer der 269
Mollusken-Larven, Tiefenausbreitung 366
Mollusken, leuchtende 297, 313
—, limicole 397
—, Massensterben 674
—, meroplanktonische 439
—, Nahrung der 633, 634
—, Parasiten der 618
— -Reste im Globigerinenschlamm 647, 648
—, rotes Sekret sezernierende 285
—, Schalen planktonischer 611
—, Schwebvermögen der 214
Mollusken, Tiefenausbreitung 366
Molluskoideen, Schwebeeinrichtungen der 220
Monadinen 159, 179
Mondfisch 113
Monopylea, Schweben der 201
Monotones Plankton, Massenformen als 469 Anm.
— — von Diatomeen 559
Mudder, pelagischer 123
Mückenpuppen als Nahrung 641
Müllersche Larve der Turbellarien, temp. Vertlg. 573
Muggiaea atlantica 484, 485
Mugil, Nahrung 635
—, temp. Vertlg. der Jungfische 582
Mullus, Schutzfärbung der Jungfische von 277
Muschel des Yoldiameeres 523
—, geogr. Verbreitung einer eupelagischen 493
Muschelkrebs im Heloplankton 405
—, Leuchtorgan 310
Muschel-Larven, geogr. Verbreitung 493
—, rote 279
—, temp. Vertlg. 579
Muscheln als Fierasfer-Wohnung 390
— als Planktonzehrer 645
—, Ernährung der 643
Mutationen 251, 265
Myctophiden, vert. Wanderung der 380
Myctophum arcticum 499
— parallelum 499
Myoneme 199
Myophrisken 199
Mysideengattung, Tiefenausbreitung einer 365
Mysideenschwärme, temp. Vertlg. 579
Mysiden, geogr. Verbreitung der 491
— im Brackwasser 433
Mysis 62, 93, 123
— als Vogelnahrung 641
Mysis, Nahrung der 631, 645
— oculata 523, 524
—, pelagisch lebend 400
Mysis relicta 399, 523, 525
— —, Nahrung der 631
Mysisstadien 511
Mysis vulgaris als Nahrung 640
— — im Kais.-Wilh.-Kanal 428
Myxophyceen 652
Myxosphaera coerulea 448, 566

N.

Nadelhölzer, ihr Pollen als Planktonnahrung 397 Anmerkung.
Nährschicht 338
Narcomedusen 256
Naucrates ductor 282
Nauplien 63, 154
—, Alter der 270
—, leuchtend 300
—, pfeilförmige Gestalt von 210
—, phototaktische 384
—, rote 279
— von Diaptomus 257
Nauplius, ontog. Wanderung 378
Nautilograpsus 283
— minutus 446
Nausithoë 568, 569, 668
Nasselaria, Schweben der 201
Nassellarien, antarktische 480
Nassellarier, geogr. Verbreitung 482
Naviculinen, Tiefenverbreitung 355
Nebaliopsis typica 365
Nematoden 513, 621
Nematoscelis, Auge von 311
— niantis, Leuchtorgan von 312
— rostrata, Augenorgan von 311
—, Tiefenausbreitung 365
Neoplankton 452, 453, 454
Neptunus 283
— sayi 446
Nerophis, Stabtypus der 226
Nesseln des Meerwassers 626
Nesselnde Quallen 282
Neunaugen 510

Digitized by Google

nitrifizierende Bakterien 604
Nitzschia 159, 176, 268
— closterium im Meerschleim 669, 670
— —, Tiefenverbreitung 355
— frigida 470
Nitzschiella longissima 542
Nitzschien als Nahrung 635
Noctiluca, Ernährung der 628
—, leuchtend 307, 318
— miliaris 295
— —, Fettgehalt 659
— —, leuchtend 319
—, Parasiten der 619
Noctilucen 674
—, Distomen an 622
—, leuchtende 292, 306
Nodularia, geogr. Verbreitung von 467
— im Meere 430
— spumigena 91, 431, 672, 673, 675
—, temp. Vertlg. 565
Nomeus gronovi 282
Nordseeschnecke des Litorinameeres 523
Nostocaceen 96, 467
Notholca acuminata 36, 545, 547
— labis 432
— longispina 206
— — im Brackwasser 432
— —, temp. Vertlg. 547
— —, vert. Wanderung 348
— striata, temp. Vertlg. 545, 547
—, Temporalvariation bei 240
—, Tiefenverbreitung 345
Notodromas, hängend am Wasserspiegel 189
Notops, Nahrung von 633
Notostomus 366
Nyktipelagisch 374*, 385
nyktipelagische Benthostiere 376
nyktiplanktonisch 374 Anm.
Nyctiphanes conchii, Leuchtorgane von 312
— norvegicus 640, 642
— —, geogr. Verbreitung 491
— norvegicus, ontog. Wanderung von 377

O.

Obelia, Nahrung der 631
—, temp. Vertlg. 570
Oceania, Leuchtorgane der 308
Oceanien mit Cercarien 621
oceanisches Plankton 439
Octorchis, Aktinienlarven an 568
Öl (Plankton-) 100
Ogyris occidentalis 433
Ohrenqualle 36
Oikopleura albicans 159, 224
— als Nahrung 631
— chamissonis 495
— dioica 434, 440, 582
— gaussica 495
— labradorensis 495
— longicauda 440
— parva 495
—, rosarote 279
— rufescens 159
— valdiviae 495
— vanhöffeni 495
Oikopleuren 159, 224
—, geogr. Verbreitung 495
—, temp. Vertlg. 582
Oithona als Nahrung 640
Oktopoden 299, 328
Oligochaeten, limicole 397
Oliva di mare, temp. Vertlg. 580
Oncaea conifera 300, 308
Oncaea, leuchtend 299
Ophioidina 618
— haeckeli 611
Ophiopluteus von Ophiothrix fragilis 221
Ophioplutei 279, 573
Ophiothrix fragilis, Pluteus von 221
Opistobranchier, leuchtende 297
—, Leuchtdrüsen pelagischer 313
—, schwebende 216
—, temp. Vertlg. 580
Orbulina universa, geogr. Verbreitung 479
Orbulinen, Nahrung der 627
—, Schweben der 197
Ornithocercus als Warmwasserform 478
— splendidus 197
Ornithocercus Tiefenausbreitung 358
Oscillatoria 27, 94, 96
— rubescens 94, 250
— —, schädlich 675
— —, Tiefenausbreitung 339, 341
—, temp. Vertlg. 537, 538
—, Windeinfluß 340
Oscillatoriaceen 96, 99, 114
Oscillatorien als Nahrung 629
— -Filze, benthopotamische 412
— -Maximum 551
— -Schwärme 596
Oscillarien, Zählen der 183
Osmerus arcticus 642
— eperlanus 637
Ostrakode, hängend am Wasserspiegel 189
Ostrakoden 154
— als Nahrung 327, 623, 638, 643
— aus Möwenkot 515
—, eurypletrare 365
—, Farbe der 278
—, geogr. Verbreitung mariner 487
— im Limnoplankton 208
— im Litoralgebiet 398
— -Larven, Tiefenausbreitung der marinen 364
—, leuchtende 300, 309
—, Leuchtsekret der 321
—, phototaktische 385
— -Reste im Globigerinenschlamm 647
—, Schalen der 207
—, semilimicole 397
—, temp. Vertlg. 576, 578
—, Tiefenausbreitung 364, 371
—, vert. Wanderung der 376
Ovum hispidum hystrix von Centropages 209

P.

Paedogenese der Chironomus-Larve 271
Paguriden, irisierende 284
Palaemon, Larven 581
Palée 638
Palinurus, Larven von 212, 579

Pallasiella quadrispinosa 523, 524
Palmellaceen 166, 513
Palolo 93, 266
pam — (pante-) planktonisch 284, 362, 373*
Pandoraschicht 360
Pandorina 94, 195, 278
— morum, Tiefenverbreitung 338
Papiernautilus 219
Paracalanus 37
— parvus in der Ostsee 433
—, Tiefenausbreitung 362, 363
Parathemisto 92
— oblivia 491
Patina tella 446
Pasiphaea etarda, leuchtend 300
Passatstaub 91, 97
Passiv limnetische Planktonten 401, 402, 412
— potamische Planktonten 412
Peachia hastata 568
Pediastrum duplex **195**
— im Brackwasser 430
—, temp. Vertlg. 542
—, Tiefenverbreitung 338
Pedalion 408
— fennicum, Farbe des 277
— mirum, Buntfärbigkeit des 283
Pelagein 287
Pelagia 256
—, leuchtend 301
—, Lichtspektrum 319
— noctiluca **203**
— —, Licht von 320
— -Perle **296**
— -Schwarm 595
Pelagien als Mietsherren 612
—, Ansammlungen 594
—, Farbstoff der 287
Pelagischer Mudder 123
Pelagobia, Tiefenausbreitung 361
Pelagocystis, Gallertmantel 195
Pelagonemertes 204, 278
Pelagothuria ludwigi 42, **221**, 222, 278
—, Nahrung der 645
—, Tiefenausbreitung 371
Pemmatodiscus socialis 620
Penaeide, Schwebvermögen einer 212
Pennatuliden, leuchtende 645
Pentacrinus 455
perennierende Planktonten 256
Peridinee, kleinste, Volumbestimmung derselb. 179
—, Vermehrungszinsfuß einer Süßwasser- 268
Peridineen 154, 473, 592 f. 652
— als Leitformen 470, 475
— als Nahrung 623, 629 f., 635, 640
—, Chemismus der 655 f.
— der Nordmeere 474
— der Sargassosee 448
— der Warmmeere 479
—, Ernährung der 628
—, fossile 449
—, geogr. Verbreitung 469 f.
—, holoplanktonische 438
— im Brackwasser 432
— im Tanganjika 425
— in Bitterseen 427 Anm.
— in Salzseen 423
—, Leuchten der 293, 306
—, Lichteinfluß auf 276
—, ozeanische 440
—, Schweben der 196
—, temp. Vertlg. 543, 544, 561
—, Tiefenausbreitung 338, 341, 355, 356, 358, 359
Peridinium 91, 99
— antarcticum **474**
— bahamense, leuchtend [307
— bipes 543
— divergens **294**
— — als Nahrung 640
— —, leuchtend 307
— —, Tiefenverbreitung 359
— im Meerschleim 669 f.
— polyedricum als Nahrung 640
— tabulatum **407**
— —, temp. Vertlg. 543
—, Tiefenausbreitung 338, 355, 358
periodisch limnetische Planktonten 402
— planktonische Organismen 256
Perlenfischerei 668
Periphylla, Farbe der 278
—, Tiefenausbreitung 361
Peripyleen, geogr. Verbreitung 479
Petroleum 653, 654
Pfeilwürmer, Bewegungen der 609
—, Farbe der 278
—, Körper der 223
Phaeocystis antarctica 474
—, Gallertausscheidung bei 197
— poucheti, temp. Vertlg. 565
Phaeodaria, Schweben der 201
Phaeodarien als Nahrung 645
— mit Dictyochidengehäusen 613
—, Tiefenausbreitung 369
Phaeotus 94
Phalacroma als Warmwasserform 478
— circumsutum **476**
— jourdani 478 Anm.
—, Tiefenausbreitung 358
Phalacrophorus borealis 485
— pictus 485
— uniformis 485
Phanerogamen, Achaenen der 191
Phaoplankton 373, 381
Pharyngella gastrula 361
Pharyngellenschicht 360, 374 Anm.
Philomedes lilljeborgi 376
Phoronis, Larve von 220
— mülleri, Larve von 576
Photobakterien 292
Photobacterium indicum 306
Photobakterien 302
Photoblepharon 302, 319
Photogen 304, 318
Phronima im Tönnchen **612**
— sedentaria in Salpen 612
— —, vert. Wanderung von 378
Phronimiden 2
—, Farbe der 281
—, ontog. Wanderung 378
—, Parasiten der 618, 621
—, temp. Vertlg. 579
—, Tiefenausbreitung 365

Digitized by Google

Phyllirhoë bucephalum 218
—, Farbe der 281
—, leuchtend 297, 298
—, Leuchtflecken von 297
—, Leuchtkraft der 321
—, Nahrung der 634
—, Tiefenausbreitung 366
Phyllobothrium, plankton. Scolex 621
Phyllodociden 266, 485
Phyllosoma-Larven 212, 213
Phyllosomen, temp. Vertlg. 579
Phyllostaurus quadrifolius 480
Physalia, geogr. Verbreitung 497
—, ontog. Wanderung 378
—, Schweben der 188
— sp. 117
Physalien der Sargassosee 446
—, Farbe der 276, 277
—, Nesselfäden der 282
—, Nesselwirkung der 626
— -Schwarm 595
—, Segeln der 204
Physophora borealis 484
Physosoma (α-Larve) 214
Phytoplanktonassimilation 82
Phytoplankton, monotones 89
Phytoplanktonten, Formwiderstand der antarktischen 232
—, Öl der 197, 207
—, Schweben der 191
Pilidien, Nahrung der 632
Pilidium, Schwebeeinrichtung von 220
—, temp. Vertlg. 573
Piloten der Haie 282
Pinguine 641
Pinnotheridenlarven 433
Piscicola planktonisch 400
Pisidien als Nahrung 638
Plagusia, Farbe der 281
Planaria velellae, Farbe der 276
Planktomya, geogr. Verbreitung 493
— henseni 218
Planktonfilter der Planktonfresser 636
Planktonfische, Farblosigkeit der 275
Planktoniella 83
— sol 194, 473
— —, Lokalvariation von 464, 465
—, Tiefenausbreitung 357, 358, 370
Plankton-Nahrung der Fische 637
— -Öl 100
— -Pastetchen 678
— -Produktion 107, 113
— -Würmer, leuchtende 297
Planocera 283
— sargassicola 446
Planulalarven von Actinien, Schwärmzeit der 269
— von Korallen, Schwärmzeit der 269
Platessa passera, Schwärmzeit der Eier 583
Plattfische, Eier 582
—, junge 226
Pleurobrachia pileus im Polargebiet 485
—, temp. Vertlg. 572
Pleurococcus 62
Pleurogramma 499
Pleuromamma abdominalis 212, 299, 363, 375
— -Art, Leuchtvorgang 309
—, Leuchtdrüsen der 308
Pleuronectiden 390, 448
Pleuronectes platessa, Entwicklung von 272
Pleurosigma im Meere 430
Pleuroxus im Heloplankton 405
Pleuston, temporäres 397 Anm.
Plistophora 618
Plocamophorus 190, 298
Plötze 639
Pluteus 45, 115
—, Fettgehalt 659
— -Larven, Skelett der 221
Pneumodermen als Nahrung 634
Podactinelius sessilis 438 Anm.
Podon, Auge 322
—, Formveränderung bei 213
—, hängend am Wasserspiegel 189
Podon im Brackwasser 432
— intermedius, Auge 323
— —, geogr. Verbreitung 497
—, neritisch 441
— polyphemoides im Süßwasser 432
—, temp. Vertlg. 576, 577
—, vikariierend 586
Polarwale 642
Pollen der Nadelhölzer 397 Anm.
Pollenwasserblüte 96
Polyarthra im Flußplankton 410
— platyptera im Brackwasser 432
— —, temporale Vertlg. 546, 547
— —, Temporalvariation bei 240
—, Stacheln bei 206
Polychaeten, geogr. Verbreitung der pelagischen 485 f.
—, Fortpflanzung der 266
— im Baikalsee 426
— -Larven, Borsten der 205
— —, Nahrung der 632
— —, Pigmente bei 288
Polycladen 276, 485
Polycystis 99, 264
— flos aquae 653
Polyedrium 94
Polygordius appendiculatus
— epitocus 267 [575
— -Larve, Beginn der Schwärmzeit 586
— —, Kopf der 204
—, Larvenlebensdauer des 268
— -Larven, zwei vikariierende 586
— -Larve, temp. Vertlg. 574, 575
— triestinus 575
Polykrikos 627
Polynoiden, Tiefenausbreitung der jungen 361
Polypen der Sagamibucht 644, 645
— des Süßwassers, Ernährung der 643
Polyperythrin 287
Polyphemiden, Einwanderung ins Süßwasser 510

Digitized by Google

Polyphemiden, Entwicklung der 511
Polyphemus exiguus **424**
—, Hinterleib von 207
— pediculus, Auge von **322**, **323**, 324
— —, Fortpflanzungsverhältnisse bei 259
— —, geogr. Verbreitung 520
polyzyklische Cladoceren 261
Pontella, emporschnellend 188
—, Nauplien von 210
Pontellopsis, emporschnellend 188
Pontoporeia affinis 528
Pontosphaera huxleyi 158, 179
Popella guernei 433
Porcellanalarve 213, 577, 579
Porcupinia 361
Porospathis 361
Porpita 105, 190
Porpiten der Sargassosee 446
—, Farbe der 276, 611
— -Schwarm 595
„portugiesisches Kriegsschiff", Schweben 188
Pouchetia armata **626**
Praya, leuchtend 296, 571
Produktionen, Plankton- 594 f.
Prorocentraceen, Tiefenverbreitung 355
Prorocentrum 629, 674
— micans 154, 268
—, temp. Vertlg. 561, 564
Proteolepas hanseni **209**, **620**, 621
— -Larve, temp. Vertlg. 579
Protisten 153, 160
— als Nahrung 625
—, chromatophorenhaltige 627
— des Urplanktons 451
—, festsitzende 397
— in Volvox 619
—, Kosmopoliten 527
— mit Nesselkapseln 626
—, ontog. Wanderung der 378
—, Volumen derselben 179
Protococcaceen 166, 406, 410
Protococcus 94, 681
Protophyten, Volumbestimmung derselben 179
Protozoa 40, 153, 154
Protozoen als Nahrung 629
— der Sargassosee 447
—, Ernährung der 628
— im Brackwasser 432
—, leuchtende 317, 320
—, temp. Vertlg. 565
—, Tiefenausbreitung 360
Pseudoboeckella 531
— orientalis 532
Pseudocalanus elongatus in der Ostsee 433
Pseudodiaptomus 512
— acutus 433
— crassirostris 436
— gracilis 435
— hessei 433
— pelagicus 433
— richardi 433, 436
Pseudolimnetisches Plankton 402
Pseudomonas 94, 293
Pseudoplankton 105, 402, 412*, 448, 455
pseudoplanktonische Tangmassen 445
Pseudopleuston 397 Anm.
pseudopotamische Planktonten 412*, 417
Pterocanium (Dictyopodium) trilobum **201**
Pteropoden, Farbe der 279, 281
—, fossile 450
—, geogr. Verbreitung 493, 494, 495, 497
—, holoplanktonische 438
— in Lagunen 439
—, Nahrung der 633
—, nyktipelagische 374
—, opalis. Sekret sezernierende 285
— -Reste im Globigerinenschlamm 647
—, Schalen der 217
— -Schlamm 15, 646, **648**
—, schwimmende **217**
—, temp. Vertlg. 580
—, Tiefenausbreitung 366
Pterosperma moebiusi **195**
Pterotrachea 40
Pterotracheaceen, leuchtend 298
Pterotrachea (Firola) coronata **216**
Pterygopodium 216
Ptychocylis undella 447, 567, 568
Pulvinuliden, Ernährung der 627
Pulvinulina, geogr. Verbreitung 479
Purpur-Bakterien, schwebende 192
— -Schnecken 289
Pyrocystis-Arten, Tiefenausbreitung 358
— noctiluca **295**
—, ontog. Wanderung 378
Pyrocypris chierchiae, Leuchtorgan von **309**
Pyrodinium bahamense **294**
Pyrosoma atlanticum, leuchtend 301
— giganteum **223**, **301**
—, Lichtspektrum 319, 320
— sp. **315**
Pyrosomen, als Phronima-Wohnung 380, 612
—, geogr. Verbreitung der 495
—, holoplanktonische 438
—, leuchtend 300, 318
—, Leuchtorgane der 315
—, ontog. Wanderung 378
—, Tiefenausbreitung 367

Q.

Quallen 125, 129, 165, 169, 451
— als Hyperinenwohnung 612
— als Nahrung 634
— als Strömungsweiser 108
—, eßbare 678
—, Fangfäden der 625
—, Farbe der 277
—, Galeeren- 116
— im Kaiser-Wilhelm-Kanal 428
— in der Kunst 689
— in Schwärmen 593 f.
— in tiefen Buchten 115, 585
—, nesselnde 282
— -Relief 689

Digitized by Google

Quallen, schädliche 668
— und Jungfische 282, 615
— und Meerschleim 670

R.

Racovitzaia 369
Radiolarien 36, 40, 42, 104, 170, 176
—, Absinken der 198
— als Nahrung 627, 631, 632, 635, 645
—, bipolare 505 Anm.
— der Sargassosee 447, 448
— des Urplanktons 451
—, Ernährung der 371, 628
—, Farbe der 276, 281
—, fossile 449, 450
—, Gehäuse 429
—, gelbe Zellen der 614
—, geogr. Verbreitung 479 f.
—, holoplanktonische 438
—, koloriebildende 191
—, leuchtende 295, 307
— mit Dictyochiden-Gehäusen 613
—, ontog. Wanderung bei 378
—, Pseudopodien der 625, 628
—, Reste in Globigerinenschlamm 650
—, Scheibenbildung unter den 190
Radiolarienschlamm 15, 647, 649
Radiolarien, Schönheit der 689
—, Schwebeeinrichtungen bei 198
—, Stachellänge der 249
Radiolarienskelett, Anpassungserscheinungen 235
Radiolarien, temp. Vertlg. 565 f.
—, Tiefenausbreitung 360, 371, 373, 374
Radiolarienvermehrung, nächtliche 267
—, Volumsunterschiede bei 233
Rädertiere als Leitformen 418 Anm.
—, Dauereier 95
— Farbe der 277
Rädertiere im Flußplankton 416
— mit Trichodina 619
—, marin leuchtend 297
Raphidium 62, 338
Rataria 378, 379
Rathkea octopunctata 559
Rattulus henseni, 487, 596
Raupen, phototaktische 388
Recluzia 493 Anm.
Red-tide 92
Red-water 92
Regenerationsvermögen bei Planktonten 611
Renkenfischerei 337
Rhabdosoma 210, 213
Rhabdosphaera 15, 479
— stylifer 15, 449
Rhamphistoma belone, Eier von 225
Rhaphidocystis lemani 627
Rhincalanus grandis 489
Rhizosolenia 36, 176, 674
— alata, Tiefenverbreitung 358, 616
—, als Warmwasserform 473
— -Arten, lokale Variabilität der 236
— castracanei, Tiefenausbreitung 358
— hebetata 264, 470
— imbricata, temp. Vertlg. 563
—, Mikrosporenbildung bei 265
— mit Richelia 617
—, Schalen im Globigerinenschlamm 647
Rhizosoleniaschalen in Radiolarienstacheln 613, 614
Rhizosolenia semispina 358, 470
— sigma 194
— squamosa, Tiefenausbreitung 358
— stolterfothi 194, 563
— styliformis 358, 470
—, temp. Vertlg. 560 f.
—, Tiefenverbreitung 356, 357
Rhizosolenien als Nahrung 535
—, Schwebeeinrichtungen 193
Rhizopoda 40
Rhizopoden als Nahrung 635
—, Besiedelung durch 513
—, limicole 397
— limnoplanktonisch 400
—, Pseudopodien 628
—, temp. Vertlg. 544
Rhizostoma 39, 40
—, blauer Farbstoff der 287
— im Suezkanal 427
— pulmo, Farbe der 276
— — mit Pemmatodiscus 620
—, temp. Vertlg. 569, 570
— und Jungfische 282, 582, 615
Rhizostomen, geogr. Verbreitung 484
—, Mundarme der 623
—, nesselnde 626
Rhodocapsa 192
Rhodomonas 629
Rhodotheca 192
Rhopalonema, 281, 484
Rhopilema esculenta 677
— verrucosa 677
Richelia intracellularis 617
Richteriella 94
Riesenmeduse, antarktische 485
Riffkorallen 590
Ringelwurmlarve, leuchtende 297
Rippenquallen, Farbe der Tiefsee- 278
—, irisierende 285
—, leuchtend 296, 297
Rivularia 96, 97
— echinulata, 339, 539
—, Sporenbildung 342
—, Windeinfluß 340
Rivulariaceen 96
Robben 641
Rödaat 92
Rödaatre 642
Röhrenquallen, scheibenförmige 190
Röhrenwürmer auf Sargassum 446
Rosetta elegans 199
Rosettiden, Stachelgesetz der 200
Rostralia-Larven 204, 632
Rotäsung 92
Rotalien 650

Digitized by Google

Rotator, Eier auf Melosira 617
Rotator, ein hemilimnetisches 402
—, Einwanderung aus dem Osten 521
Rotatorien 154
—, absterbende Eier der 399
— als Nahrung 625
—, Austrocknen der 257
—, Besiedelung durch 513
—, buntfärbige 283
—, eingetrocknete 514
—, Einwanderung ins Süßwasser 510
—, Entwicklung 511
— eupotamische 412
—, festsitzende 397
—, Fortpflanzung der 262
—, geogr. Verbreitung mariner 487
—, grönländsche 608
— im Baikalsee 426
— im Brackwasser 432
— im Flußplankton 410, 411, 414, 415
— im Heloplankton 408
—, Impfung mit 681
— im nahrungsarmen Wasser 680
— in Volvox 619
—, Körpergestalt 204
—, Lebensdauer der 268
—, limicole 397
—, Nahrung der Süßwasser- 633
Rotatorienpanzer 173
Rotatorien, Parasiten der 618
—, Parthenogenese bei 250
—, Progressivbewegungen der 390
—, Ruhezustand der 256
—, Schwarm 596
—, semilimicole 397
—, senile Degeneration bei 260
—, Stacheln der 206
—, temp. Vertlg. 545 f., 575, 576
—, Temporalvariation bei 240
—, Zerfall nach dem Tode 346
Rote Flut 674
Rotiferen, Rauhwerden der Oberfläche von 247
—, Tiefenverbreitung 345
Rotiferenzone 345
Rotifer vulgaris als Leitform 418

S.

Saccharomyceten, geogr. Verbreitung 467
Saccocoma 223, 454
Sagitta 70
— als Nahrung 631, 632
— arctica, polar 487
— bipunctata 233
— —, geogr. Verbreitung 487
— —, temp. Vertlg. 573
— —, Tiefenausbreitung 362
— enflata 233, 487
— hamata, geogr. Verbreitung 505
— hexaptera 222
— —, geogr. Verbreitung 487
— lyra 623
— magna 233
— serratodentata, geogr. Verbreitung 487
—, Stabform der 190
— whartoni 362
Sagitten 674
—, Bewegungen der 609
—, Distomen aus 622
—, Farbe der 278, 281
— im Meerschleim 670
—, leuchtende 297
—, Nahrung der 632
—, temp. Vertlg. 573
—, vert. Wanderung der 375
— als Nahrung 579, 623, 635, 640
Sägespäne-See 91
Sagoscenen, Gitterkugeln der 201
Sagosphaeriden 233, 234
Saiblinge, Nahrung der 610
—, Schwärme 597
—, vert. Wanderungen 338
Saisonpolymorphismus 238
Saisonvariation 238
Salmo alpinus, Schwärme von 597
— fontinalis, Incubationsdauer der Eier von 272
Salmo henshawi 638
— salvelinus, vert. Wanderung 338
— stomias 638
Salmoniden 168
Salpa africana-maxima, leuchtend 1, 301, 634
— amboinensis 497
— confoederata 497
— cylindrica 497
— flagellifera 93, 497
— fusiformis 367, 497
— henseni 222, 223, 440
— hexagona 497
— magelhanica 367, 497
— maxima 497, 581
— mucronata 497
— — und fusiformis, temp. Vertlg. 581
— pinnata 40
— punctata 497
— rostrata 497
— scutigera-confoederata 497
— tilesi 39, 40, 497
— zonaria 497
Salpen 2, 115, 125, 130, 171, 689
— als Phronima-Wohnung 380
— als Wohnung der Sapphirina 611
—, Farbe der 277, 281
—, geogr. Verbreitung der 497, 500 Anm.
—, holoplanktonische 438
— in „Schwärmen" 593 f.
— in Küstennähe 440
— in tiefen Buchten 585
— -Ketten 191, 223
—, leuchtende 301, 302
—, Nahrung der 634
—, Parasiten der 618, 619
—, solitäre 223
—, temp. Vertlg. 582
—, Tiefenausbreitung 367
Sapphirina, Entwicklungszyklus der adriatischen 271
— gemma 576, 578, 611
— nigromaculata, temp. Vertlg. 578
— in Salpen 611
—, Körperform 209
— ovatolanceolata 213, 284

Digitized by Google

Sapphirina, irisierende 284
—, Schmuckfarben der 283
Sarcina alba 412
Sardellen 120
Sardelleneier, temp. Vertlg. 583
Sardellenlarve als Nahrung 631
Sardellen, Nahrung der 640
Sardina papalina, Eier von, temp. Vertlg. 582
Sardine, Eizahl 685
Sardinen 120
—, Nahrung der 640
—, Parasiten der 616, 622
Sargassum 442 f.
Sargus rondeletti, temp. Vertlg. der Jungfische 582
—, temp. Vertlg., der Eier von 582
Sarsien mit Cercarien 621
Scaphoconcha 215
Scapholeberis 116, 189, 229
— mucronata **116, 190**
—, Tiefenverbreitung 345
Sceletonema costatum **255**
— —, temp. Vertlg. 563
— —, Tiefenverbreitung 355
—, Experimente mit 254
—, temp. Vertlg. 561, 563
—, Vermehrungszinsfuß 268
Scenedesmus 94
— quadricauda 430, **431**
Schattenflora, Schimpers 39, 83, 357, 358, 365, 370
Schellfisch, Jungfische in Quallen 615
—, Zucht-, 686
Schildfische, Ernährung der 276
Schirmquallen 1
Schizocerca 408
Schizomyceten, autopotamische 412
Schizophycee, eine endophytische 617
Schizophyceen 16, 94, 96, 99, 164
— als Nahrung 629
— als „Svaev" 672 f.
— -Flora der Sargassosee 446
— im Sommer 536 f.
—, Gasvacuolen 192
—, geogr. Verbreitung von 466 f.
Schizophyceen im Brackwasser 432
— im Heloplankton 406
— im Tanganjika 425
—, Lichteinfluß auf 276
—, meroplanktonische 439
—, noch unbekannte Entwicklungsstadien der marinen 263
—. Nutzen u. Schaden 676, 677
—, Schleimbildung 192
—, Schwarm 596
—, Schweben der 191, 342
— -Seen 527, 542, 554
—, Süßwasser- im Brackwasser 430
—, temp. Vertlg. 537, 553, 563, 565
—, Tiefenausbreitung 339, 355, 358
Schizopoden 40
— als Nahrung 640
—, Augen der 326, 327
—, Farbe der 279, 281
—, „Flugvermögen" der 188
—, geogr. Verbreitung mariner 491
— im Kaiser-Wilh.-Kanal 428
— in Seen 426
—, leuchtende 300
—, Leuchtorgane der 309
—, ontog. Wanderung der 377
—, relikt 528, 529
—, Schwebvermögen 212
—, Tiefenausbreitung 365
—, vert. Wanderung der 375
Schmuckfarben der Planktonten 283
Schnäpel 638
Schnecke als Nahrung 640
— an Sargassum 446
— der Sargassosee 283
—, eine planktonische als Pirat 612
—, marine, schwebend an der Wasserfläche 189
Schneckenlarven, geogr. Verbreitung 493
—, rote 279
—, temp. Vertlg. 579
Schnecken, Süßwasser- als Planktonfischer 643
Scholle 37, 167
—, Eizahl 685
Scholleneier 71
Schollen, temp. Vertlg. der Jungfische 582
—, Zucht 687
Schreckfarben 321, 611
Schreckmittel 321
Schröders Gesetz 106, 107, 414
Schutzfärbung der Planktonten 275, 279
Schwamm, Nahrungsaufnahme 660
Schwämme 397
Schwarmbildung 321
Schwärme, Plankton- 2, 593, 594* f.
Schweben, Definition des Begriffes 229
Schwebekörperchen 192
Schwebsporen 68, 264, 378
Schwefelbakterie 94
Sciniden, Augen 328
Scolecithrix, Tiefenausbreitung 363
Scolex, planktonisch 621
Scomberesocidenei **225**
Scomberesox, geogr. Verbreitung der Eier von 498
Scomber, Parasit aus 446
— pelamys, Parasit von 621
Scopelidenlarve 623, **624**
Scopeliden, vert. Wanderung der 381
Scopelus antarcticus 380, 499
Scorpaena, Laichzeit 583
Scotica-Plankton 476
Scyllaea 283
— pelagica 446
Scyllarus, Larve von **210**, 212
Scypholanceola, Leuchtorgane von **310**
Scyphomedusae 40
Seegurken 42
Seeigelart, eine wandernde 458
Seeigeleier 45
Seeigel, junge, Fettgehalt
Seelungen 1 [659
Seenadel an Sargassum 446
—, Mimikry 283
—, temp. Vertlg. der Jungfische 582

Digitized by Google

Seenadel, treibende 226
Seenblüte 95
Seencorethren 214
Seeschildkröten, Ernährung der 276
Seevögel, Planktonfresser 608
Segelqualle, Schweben der 188
—, von Glaucus gekapert 612
Segler bei dem Winde 116
Seiwahl (= Sejhval) 642
Selache maxima 636
Selbstreinigung der Flüsse 418
— des Stromes 594
Semaeostomen, geogr. Verbreitung 484
semipelagische Zone 398
Sepiola, leuchtend 298
Sergestes, älteste Zoëa (Elaphocaris) von 211
— arcticus 492
— atlanticus 491
— challengeri, leuchtend 300
— —, Leuchtorgan von 313
— corniculum 491
— edwardsi 491
— japonicus 492
—, Larve von 213
—, Schwebvermögen des 212
— tenuiremis 491
—, Tiefenverbreitung von 233
— vigilax 491
Sergestiden, Augen 327
—, geogr. Verbreitung 491
— im Brackwasser 433
—, Larve von 212
—, leuchtende 300
—, Tiefenausbreitung 365, 366
Serpulaceen, Tegmentfarbstoffe bei 288
Sessile Geschlechtsformen 265
— Organismen, sess. Benthos 5, 13
Setella gracilis 208
—, Stabform der 209
Sida 164
— limnetica als Nahrung 638
Sida, vert. Wanderung 351
Silderäk oder Silderokker 2
Silicoflagellaten 613
—, geogr. Verbreitung 479
—, Tiefenverbreitung 355
Simocephalus, Auge 323
—, Zucht in Nährlösung 662
Sinusigera-Schale 216
Siphonophore, Fangfaden einer 625
Siphonophoren 3
—, Ableitung der 451
— als Nahrung 634
— als Phronima-Wohnung 380
— am Wasserspiegel 229
—, angebliche, antarktische 485
—, Autotomie bei 611
—, Farbe der 281
—, geogr. Verbreitung 484
—, holoplanktonische 438
—, junge, geschlechtsreif 271
—, leuchtende 296, 318
—, Parasiten der 618, 622
—, schillernde 285
—, Schwebeapparate der 204
—, Schwimmglocken der 191
—, temp. Vertlg. 571
—, Tiefenausbreitung 361
—, Tiefsee- 369
Sipunculus-Larve, Nahrung der 632
Sipunculus, Larvenlebensdauer des 269
Sipunculus-Larve, temp. Vertlg. 575
Sipunculus, nächtliche Vermehrung von 267
Siriella 365
Skeletonemen, temp. Vertlg. 558
Skotoplankton 373, 381
Solea 166, 168
— vulgaris, Eier, temp. Verteilung 583
Solmaris im Kaltwasser 484
Sömmern der Teiche 114
Sommereier der Cladoceren im Fischdarm 515
sommerpelagische Planktonten 401
Spaltalgen 95
Spanipelagische Planktonten 374*, 377
Spanische Vordemwinde 116
Spatangidenplutei 279, 573
Speicherschicht 338
Sphaerella 62, 91
Sphaerocystis, Gallertmantel 195
— schröteri, Tiefenausbreitung 338, 341
Sphaeroplea, Farbe der 278
Sphaerozoën 36, 71, 449
—, Farbe der 277
—, geogr. Verbreitung 479
—, leuchtende 296, 307
Sphaerozoum mit Algen 614 615
— punctatum, temp. Vertlg. 566
Spioniden 205
Spirogyra 430, 513
Spirorbis auf Sargassum 446
Spirulaschalen, geogr. Verbreitung der 493
Spongienlarven, temp. Verteilung 568
Spongiennadeln im Radiolarienschlamm 649
Spongien, Nahrung der 643
Spongienstacheln im Globigerinenschlamm 650
Spongiobranchaea australis 495
Sporen 71, 278
Sporenbildung bei Tintinnen 265
Sporozoen in Planktonten 618
Sproßpilze, geogr. Verbreitung 467
Sprott 37, 640
Spumellarien, antarktische 480
Spurilla 190, 283
— sargassicola 446
Squilla, Larve von 213, 625
Squilla-Larve, temp. Vertlg. 577, 579
Staatsquallen, Schwebeeinrichtungen der 203
Stabform unter den Planktonten 190
Stabtypus 212, 226
Statoblasten 95
Staurastrum 543

Digitized by Google

Staurophrya 408, 545
— elegans **401**
Steinbutt, temp. Vertlg. der Jungfische 582
Stellosphaera mirabilis 361
stenoplethar 362
Stentor coeruleus, blauer Farbstoff des 287
Stephalia corona 485
Stephanodiscus 410, 538
— als Nahrung 633
Stephanophyes superba **625**
Sticholonche zanclea **619**
— —, kosmopolitisch 483
— —, temp. Vertlg. 567
Stillwasserfauna 105
Stint 637, 662
Stockfischrogen als Köder 640
Stomatopodenlarve **210**, 211
Stomias, Leuchtorgan 317
Stomiatiden, leuchtend 302
—, Leuchtorgane 316
Stratiotesrasen, Diatomeenbelag des 630
Strömungsweiser, Quallen als 108
Stromateus, Jungfische von 282, 615
Strongylocentrotus 458
Strudelwürmer 283, 446
Styliplankton 470
Styliola subula 493, 497
Stylocheiron-Arten, Augen 327
—, geogr. Verbreitung 491
— mastigophorum, Auge **325**, 326
—, Tiefenausbreitung 365
Suberites domuncula 660
Subitan- oder Dauereier 251, 515
Sublitoralzone 398
Süßwasserkrebschen, hängend am Wasserspiegel 189
Süßwasserpolyp 510
Süßwasserquallen, im Flußplankton 414
Süßwasserrhizopoden, Schweben der 197
Süßwasserschnecke des Ancylussees 523
Superficiale Planktonten 374
Svaev 673
Symbiose 302
Synchaeta als Leitform 418 Anm.
—, Anpassung der 206
— atlantica 487, 596
— baltica 297, **431**, 432
— im Flußplankton 410
— litoralis 432
—, Nahrung von 633
— pectinata 547, **618**
— tremula, temp. Vertlg. 547
Synchaeten, Eier der 206
—, temp. Vertlg. 576
Synedra 176, 430
— acus 94
— bei der Selbstreinigung des Wassers 683
— delicatissima **191**
— — als Nahrung 633
— —, Tiefenausbreitung 341
— der Irmingersee usw. 599
—, Entwicklungsmaximum 538
— holsatiae, Tiefenverbreitung 355
— im Flußplankton 410, 416
— longissima, Tiefenausbreitung 341
— -Schalen in Radiolarienstacheln 613
—, Schwebeeinrichtung 193
— spathulata **472**
—, Stabform der 190
— ulna 413
Synedren, Wucherungen von 159
Syngnathus pelagicus 283, 446
—, Stabtypus der 226
Synura uvella, temp. Vertlg. 544
Systellaspis 366

T.

Tabellaria asterionelloides, Mengen im Zürichsee 591
—, Entwicklungsmaximum 539
— fenestrata **25**, 94
— — Epidemie 555
— —, Formänderungen an 246
— —, Saisondimorphismus bei 239
Tabellaria fenestrata, Stern- und Kettenbildung bei 248, 249
— —, Tiefenverbreitung 341
— —, verdrängt 250
—, Gallerthüllen bei 193
— im Meere 430
Taches d'huile 100
Tagesgrade 272
Tardigraden, Besiedelung durch 513
Taschenkrebs, Chemismus 657
Tatricus-Gruppe des Diaptomus 520
Taucher 514
Teichcorethren 214
Teichmuschel, Entwicklung 511
Teleostier 390, 636
Temora longicornis 363, 433, 640
Temporärplanktonische Organismen 256
Terebellidenlarven, temp. Verteilung 575
—, Tonnengehäuse der 204
Tethys, Bewegungen der 217
— leporina, temp. Vertlg. 580
—, leuchtend 298
Textularien 650
Thalassicolla, leuchtend 296
Thalassicollen, hydrost. Apparat bei 198
Thalassiosira 176, 608
— baltica 430, **431**
— nana, Volumbestimmung derselben 179
— nordenskiöldi 70
— temp. Vertlg. 561
Thalassiosiraschalen in Radiolarienstacheln 613
Thalassiothrix antarctica **472**
— longissima 470
— nitzschioides 158, 355
—, temp. Vertlg. 560 f.
Thaumatolampas, Leuchtorgane 313
Thaumatops-„Physosoma“ 214
— Tiefenausbreitung 365
Thecosomen als Nahrung 633, 634

Digitized by Google

Thorakostraken, leuchtend 300
Thynnus, Parasit aus 446
— vulgaris, Parasit von 621
Thysanoëssa 92
— longicaudata, geogr. Verbreitung 491
Thysanopoda inermis als Nahrung 642, 658
—, Tiefenausbreitung 365
— als Nahrung 642
Tiara, temp. Vertlg. 570
Tiaren, erstes Auftreten 558
Tiariden im Brackwasser 432
Tiefseeaale 369
Tiefseeappendicularien 367
Tiefseecopepoden 363
Tiefseefische als Planktonzehrer 645
—, Augen pelagischer 329
—, Farbe der 279
—, gefräßige 623
— geogr. Verbreitung der 499
—, Tiefenausbreitung 371
—, vert. Wanderungen 380
Tiefseeglasschwämme 645
Tiefsee-Holothurie, Farbe der 278
Tiefseekrebse, Tiefenausbreitung 371
Tiefseemedusen, Farbe der 278
—, Farbstoff der 287
—, Tiefenausbreitung 361
Tiefseemysideen, Schwebvermögen der 212
Tiefsee, obere Grenze 83
Tiefseeostracoden, Riesen- 208
Tiefseequalle, vert. Verteilung einer 381
Tiefsee-Rippenqualle, Farbe der 278
— -Siphonophoren 369
Tierstrom 92, 115
Tierzeichnung 321
Tima, Aktinienlarven an 568
Tintenfische, Farbe kleiner 281
—, leuchtende 298, 317
—, Leuchtdrüsen bei 313
—, pelagische 450
—, Stielaugen **328**
Tintenfische, Teleskopaugen 328, 330
Tintinnen 154
— als Nahrung 628, 629, 633
—, antarktische 479
—, Gehäuse der 202
—, geogr. Verbreitung 447, 479
—, rote 279
—, Sporenbildung bei 265
—, temp. Vertlg. 567
—, Zählen der Gehäuse 183
Tintinnidium 545
Tintinnopsis im Brackwasser 432
— nucula 154, 633
Tintinnus denticulatus, Größenunterschiede 233
— temp. Vertlg. 567
Tomopteriden, geogr. Verbreitung 487
— holoplanktonische 266
— Nahrung der 632
Tomopteris euchaeta **205**, 487
—, Farbe der 277
—, gleichmäßige Verteilung 596
— helgolandica, geogr. Verbreitung 487
— —, Tiefenausbreitung 362
— kefersteini 487, 632
—, Körpergestalt 204
— mariana, Warmwasserform 487
— nationalis, Warmwasserform 487
— planktonis, geogr. Verbreitung 487
— septentrionalis, Kaltwasserform 487
—, temp. Vertlg. 574, 576
—, Tiefenverbreitung von 233
—, vert. Wanderung 375
Tornarialarve, temp. Vertlg. 573
Tornarien, Schwebeeinrichtungen der 220
Trachelius ovum 240
Trachymedusen 256
—, geogr. Verbreitung 483
—, Metagenese der 620
Trachynema im Warmwasser 484
Trachypterus 226
—, Larven von 369
— taenia, Auge 331
—, vert. Wanderung 381
Trematoden, pelagisch 446, 621
—, temp. Vertlg. 574
Trepang 458
Treptoplax 620
Triarthra, ein Aasfresser 633
— longiseta, Temporalvariation von 242
— — als Leitform 417
— — im Brackwasser 432
— —, temp. Vertlg. 548
—, Stacheln bei 206
—, temp. Vertlg. 546
—, Tiefenverbreitung 345
Trichodesmium 99, 565
— erythraeum, **89**, 263
—, geogr. Verbreitung von 466 f.
—, ontog. Wanderung 378
— thiebauti, **90**, 263, **465**
Trichoplankton 470
Trichodina pediculus, planktonisch 402, 619
Trichoplax 620
Trigla hirundo, temp. Verteilung der Jungfische 582
Triglalarven, Brustflossen der 226
Triposolenia **196**
Tripos-Region 358
Tripyleenfamilien, Größenunterschiede bei 234
Tripyleen, geogr. Verbreitung 482
—, Schweben der 201
—, Tiefenausbreitung 360
Trizona brandti **200**
Trochiscien 210
Trochophoralarve von Dreyssensia polymorpha **218**
Trochophorastadium 204, 510
Trockenlegung der Fischteiche 408
Trommelsucht 102
Trommeltypus der Planktonten 190
Trophogene Region 338
Tropismus 61, 386
Trypanophis grobbeni **618**
Tunicaten 39, 40

Digitized by Google

Tunicaten Eier, Schwebeeinrichtungen der 225
— gallertige Aufquellung der 223
—, geogr. Verbreitung der 495 f.
—, Nahrung der 634, 635
— Schwärme 93
—, temp. Vertlg. 581
—, Tiefenausbreitung 367
Turbellarien 154
—, Farbe der 277
—, Körpergestalt der 204
— -Larven, temp. Verteilung 573
— meroplanktonische 439
Tuscaroren, als Leitformen 360
Tuscarorenschicht 360
Tuscaroriden, Kaltwasserformen 482
Tycholimnetische Planktonten 401, 402, 405
Tychopelagisch 190
Tychoplanktonisch 78, 105
Tychopotamische Planktonten 412
Typhloscoleciden 266, 278, 487

U.

Uckelei, Nahrung der 637, 639
Übergewicht 229
Ufernahrung der Fische 637
Uferschwalben 641
Umbrosa, mit Hyperia 579
—, temp. Vertlg. 569
unipolar - submergente Planktonten 371, 482
Uria 641
Uroglena, von Infusorien verzehrt 627
Urplankton 452, 453, 454
Utricularia intermedia 643
— vulgaris 643

V.

Vadal 5, 105, 396
Vagile Geschlechtsformen 265
Valdiviella, Tiefenausbreitung 358
Vampyroteuthis, Teleskopaugen 328
Vegetationsfärbung 95
Veilchenschnecken, Farbe der 277, 282
Velella 105, 116
— -Larve, Farbe der 278, 289
— mit Glaucus-Laich 618
—, Schweben der 188
— spirans 105, 379
Velellen als Laichträger des Glaucus 218
—, Farbe der 276
—, Farbstoff der 287
—, nesselnde 282
—, ontog. Migration der 378, 379, 394
— -Schwarm 595
—, Segeln der 204
Veliger-Larve 263, 580
Venusgürtel, Farbenspiel des 285
—, leuchtend 296
Verdauungsschicht 338
Vexillifer 582
Vibilia in Salpen 612
Vikariierende Formen 469 Anm.
Virbius 276, 283
— acuminatus 446
Viscosität 230
Vögel, für die Planktonausbreitung 515, 532
—, Guano absetzende 651
Vogelzug und Limnoplanktonverteilung 516, 517
Vollplankton 153
Volvocacee 99, 168
Volvocinen, Ausbreitung durch Käfer 515
— im Cryoplankton 62 Anm.
Volvox, Besiedelung durch 513
— globator als Leitform 417
— minor mit Parasiten 94, 619
„Vor dem Winde", Schweben der 188
Vorticella, Ernährung 627
— nebulifera, planktonisch 402
Vorticellen, epiplanktonisch 401

W.

Wärmesumme 272
Wale 92
Wale, Fettgehalt der 658
—, Nahrung der 641, 642
—, Planktonfresser 608
Walfischaas 642
Walfischblut 97
Wasserblüte 2, 62, 83, 91, 95, 99, 114, 338, 397 Anm., 536 f., 542, 553, 653
—, goldglänzende 96, 286
— in Flüssen 418
—, marine 97
Wasserblütenalgen, Chemismus der 655
Wasserblüte, schädlich 676, 677
— von Ceratium 543
Wasserkäfer für die Planktonausbreitung 515
Wassermilbe 95
Wasserschlauch 643, 644
Wasserverschmutzung 412, 417
Wasservögel 514
Whalaat 2
Wintereier der Cladoceren 514
Wittling, Jungfische in Quallen 615
Würmer der Sargassosee 447
—, Farbe planktonischer 276
—, Farbstoffe der 287
— in Brackwasser 432
—, irisierende 284
—, Körpergestalt der 204
—, Leuchtorgane planktonischer 315
—, meroplanktonische 439
—, Nahrung 632
—, parasitische 620
—, Pigmente planktonischer 288
—, Stabform der 190
—, temp. Vertlg. 573 f.
—, vert. Wanderungen der 376
Wurmeier, Schwebeeinrichtungen der 206
Wurmlarven 674
— der Sargassosee 447
—, geogr. Verbreitung 485
—, grönländische 608
—, grüne 277
— im Baikalsee 426
—, Küsten- und Hochseeformen 440

Digitized by Google

Wurmlarven, kurze Schwärmzeit der 266
—, Nahrung der 632
Wurzelmundqualle m. Jungfisch 615
Wurzelqualle, Ernährung der 624

X.

Xanthidien 210
Xiphocephalus (Rhabdosoma) brevicaudatus 210
— —, Körpergestalt von 211, 213
Xystonella armata 202

Y.

Yoldia arctica 523

Z.

Zackenei 368
Zähigkeit, spezifische 230
Zahlenformen 469 Anm.
Zoantharienlarven, tropische 485
Zoëa, älteste von Sergestes 211
— der Brachyuren 212
Zoëen, Schwärmzeit der 269
Zonarisches Plankton 369
Zoochlorellen 286, 614
Zoocorrenten 115, 116, 582
Zoosporenbildung der Halosphaeren 264
Zooxanthellen 286, 614
Zufällig-limnetische Planktonten 402
zufällig planktonisch 70
Zugvögel 426, 516
Zwergwal 642
Zygacanthidium complanatum 249
Zygnemaceen in Salzwasser 480
Zyklomorphose 238

Berichtigung.

Die Figuren 37 und 170 sind vertauscht.

Digitized by Google

Druck von B. G. Teubner in Leipzig.

Digitized by Google

Verlag von B. G. Teubner in Leipzig und Berlin

Experimentelle Zoologie.

Von **Th. Hunt Morgan**, Professor an der Columbia-Universität New York. Deutsche vom Verfasser autorisierte, vermehrte und verbesserte Ausgabe, übersetzt von Helene Rhumbler. Mit zahlr. Abbildungen. [X u. 570 S.] gr. 8. 1909. Geh. *M.* 11. -, in Leinw. geb. *M.* 12.—

Während in Deutschland die experimentelle Forschung der auf die Gestaltungsformen der Tierwelt einwirkenden äußeren Faktoren erst in den letzten Jahren mit Eifer in Angriff genommen wurde, hat dieser modernste und aussichtsreichste Zweig der biologischen Wissenschaft in den Vereinigten Staaten schon seit langem einen hohen Aufschwung genommen. Vor allem waren es die Arbeiten von Th. Hunt Morgan, der nicht nur als Lehrer und Leiter, sondern auch als Verfasser zahlreicher Spezialwerke auf diesem Gebiete Amerika den unbestrittenen Vorrang sicherte. Das vorliegende Buch behandelt in 6 Abschnitten folgende Themata: Experimental-Studium 1. der Entwicklung; 2. des Wachstums; 3. der tierischen Pfropfungen und Verwachsungen; 4. des Einflusses der Umgebung auf den Kreislauf der Lebensformen; 5. der Geschlechtsbestimmung; 6. der sekundären Geschlechtsmerkmale. Wie in Amerika, dürfte es sich auch in Deutschland rasch Freunde erwerben, ist es doch das erste umfassende Lehrbuch der experimentellen Zoologie, das in deutscher Sprache erscheint. Der Hauptwert des Werkes beruht vor allem auf der kritischen Zusammenstellung wissenschaftlich feststehender Tatsachen. Das Theoretische beschränkt sich nur auf das notwendigste Maß. Die reichhaltigen, gut disponierten Kapitel sind für den, der tiefer in die behandelten Probleme eindringen will, mit ausführlichen Literaturangaben versehen, so daß das Werk auf eine freundliche Aufnahme rechnen darf.

Instinkt und Gewohnheit.

Von **C. Lloyd Morgan, F. R. S.**, Professor der Zoologie am University College in Bristol. Autorisierte deutsche Übersetzung von Maria Semon. Mit einem Titelbild. [VII u. 396 S.] gr. 8. 1909. Geh. *M.* 5.—, in Leinwand geb. *M.* 6.—

Unter den tierpsychologischen Werken C. Lloyd Morgans zeichnet sich das vorliegende, das hier als erstes in deutscher Übersetzung erscheint, durch die Fülle des mitgeteilten Tatsachenmaterials aus. Am eingehendsten hat sich Morgan darin mit den instinktiven und den auf individueller Erfahrung beruhenden Regungen neugeborener Vögel der verschiedensten Gruppen beschäftigt, daneben auch mit denen junger Säugetiere. Unter den Beispielen aus der Insektenwelt fällt der Hauptanteil in diesem Werk nicht den vielbehandelten Bienen und Ameisen zu, es findet vielmehr eine weitgehende Berücksichtigung der anderen Ordnungen, besonders der Käfer und Schmetterlinge statt. An der Hand des reichhaltigsten Beobachtungsmaterials sowie durch eine Reihe von Experimenten wird festgestellt, welche komplizierten Fähigkeiten ein Geschöpf fix und fertig, d. h. also als Instinkt mit auf die Welt bringt, und was das Tier erst durch häufig wiederholte Ausübung im individuellen Leben lernen muß, damit es ihm auf dem Wege der Erfahrung zur Gewohnheit wird. Es wird sodann der Einfluß der Verstandestätigkeit, ferner der Nachahmung auf die Erwerbung von Gewohnheiten untersucht, die Beziehung der Affekte zu den Instinkten erörtert. Die Vergleichung der körperlichen Entwicklung mit der geistigen führt zu der Frage, ob erworbene Eigenschaften vererbt werden können. — Das Buch schließt mit einem Ausblick auf den Fortschritt der menschlichen Rassen und Gesellschaft und zieht zu diesem Thema verschiedene Äußerungen geistig hervorragender Persönlichkeiten heran.

„Daß dieses in Fachkreisen wohlbekannte und hochgeschätzte englische Werk nunmehr auch dem deutschen Zoologen und Naturfreund durch die vorliegende Übersetzung erschlossen ist, wird allerorten mit der lebhaftesten Freude begrüßt werden. Und man muß der Übersetzerin um so größeren Dank und um so freudigere Anerkennung zollen, als sie ihre Arbeit mit erstaunlicher Feinheit und bedeutendem Geschick durchgeführt hat. Ein Buch wie dieses Morgansche fehlt merkwürdigerweise in unserer deutschen Literatur vollkommen. Daher zweifeln wir nicht, daß dieser Übersetzung ein großer Erfolg beschieden sein wird; handelt es sich doch hier um ein Buch, welches für den Fachmann eine fesselnde Lektüre, für den Naturfreund einen Quell gediegenster Anregung darstellt."

(Aus der Natur.)

Die Metamorphose der Insekten.

Von Dr. **P. Deegener**, Professor der Zoologie an der Universität Berlin. [IV u. 56 S.] gr. 8. 1909. Steif geh. *M.* 2.—

„Es fehlte bisher an einer zusammenfassenden wissenschaftlichen Betrachtung der Insektenmetamorphose von phylogenetischen und allgemein biologischen Gesichtspunkten. Der offenbar auf lamarckistischer Basis stehende Berliner Zoologe versteht es, diese Lücke auszufüllen, und zeigt für Forscher eine Menge neuer Fragestellungen."

(Zeitschrift für den Ausbau der Entwicklungslehre).

Das Verhalten der niederen Organismen unter natürlichen und experimentellen Bedingungen.

Von **H. S. Jennings**, Professor der experimentellen Zoologie an der John Hopkins University in Baltimore. Übersetzt von Dr. med. et phil. E Mangold, Privatdozent an der Universität Greifswald. [ca. 500 S.] gr. 8. Geh. und in Leinw. geb. (Erscheint im Herbst 1909.)

Der bekannte amerikanische Biologe gibt eine äußerst klare und ansprechende, von zahlreichen Abbildungen begleitete Darstellung des physiologischen Verhaltens und der auf die verschiedenen Reize der Außenwelt erfolgenden allgemeinen Körperbewegungen der einzelligen Organismen und der niederen Tiere. Der objektiv beschreibende und der theoretisch analysierende Teil des Buches bilden die Grundzüge einer vergleichenden Psychologie, welche es verdienen, weiteren Kreisen zugänglich gemacht zu werden.

Digitized by Google

Anleitung zur Kultur der Mikroorganismen für den Gebrauch in zoologischen, botanischen, medizinischen und landwirtschaftlichen Laboratorien. Von Dr. **Ernst Küster**, Professor am Botanischen Institut in Kiel. Mit 16 Abbildungen im Text. [VI u. 201 S.] gr. 8. 1907. In Leinwand geb. *M* 7.—

Das Buch gibt eine Anleitung zum Kultivieren aller Arten von Mikroorganismen (Protozoen, Flagellaten, Myzetozoen, Algen, Pilzen, Bakterien), bringt eine Übersicht über die wichtigsten Methoden zu ihrer Gewinnung und Isolierung, behandelt ihre Physiologie, insbesondere die Ernährungsphysiologie, soweit ihre Kenntnis für Anlegen und Behandeln der Kulturen unerläßlich ist, und versucht zu zeigen, in wie mannigfaltiger Weise die Kulturen von Mikroben für das Studium ihrer Entwicklungsgeschichte, Physiologie und Biologie verwertet werden können und verwertet worden sind.

„Das Werk besitzt den Vorzug, daß es neben der Besprechung der Bakterien auch die Kultur der anderen Mikroorganismen, wie der Myxonyceten, Algen, Pilze und der Protozoen behandelt. Gerade die Methoden der letztgenannten Organismen sind so schwer in der weitverbreiteten biologischen und medizinischen Literatur zu finden. Daher füllt auch das Werk eine fühlbare Lücke aus. Zudem gibt es dem Forscher, der mehr einseitig in ein bestimmtes Gebiet der Organismenwelt eingearbeitet ist, wertvolle Anregungen, die er der Kultur der ihm nicht so gut bekannten Pflanzen- und Tierformen entnehmen kann." **(Zeitschr. f. allgem. Physiologie.)**

Einführung in die Biologie zum Gebrauch an höheren Schulen und zum Selbstunterricht. Von Prof. Dr. **Karl Kraepelin**, Direktor des Naturhistorischen Museums in Hamburg. 2., verbesserte und erweiterte Auflage. Mit 303 Abb., 5 mehrf. Taf. u. 2 Karten. [XII u. 322 S.] gr 8. 1909. In Leinw. geb. *M* 4.—

„Auf verhältnismäßig engem Raum ist ein weitschichtiger Stoff mit souveräner Beherrschung unter Beschränkung auf das Wesentliche knapp vorgeführt. Jeder wird in diesem Buche mit hohem Genuß und Nutzen lesen und zugeben müssen, daß hier in der Tat ein Schatz kostbarer Gedanken übersichtlich ausgebreitet liegt, von dem der Gebildete mehr, als es heute der Fall zu sein pflegt, mit ins Leben hinausnehmen müßte. . . ." **(Deutsche Literatur-Zeitung.)**

Die neuere Tierpsychologie. Von Professor Dr. **O. zur Strassen**, Direktor des Senckenbergischen naturhistorischen Museums zu Frankfurt a. M. [78 S.] 8. 1908. Kart. *M* 2.—

„Die Stärke der Schrift liegt in der zutreffenden Ablehnung der Vermenschlichung des Tierlebens und der Forderung des Prinzips der Sparsamkeit in der Erklärung. Der Verfasser stützt sich in der Hauptsache auf die Theorie Jacques Löbs und bietet eine gute und geschickte Verarbeitung und Verfolgung von dessen Ideen. Psychologisch geschulte Leser werden die Schrift mit größtem Interesse verfolgen." **(Natur und Kultur.)**

Ostasienfahrt. Erlebnisse und Beobachtungen eines Naturforschers in China, Japan und Ceylon. Von Dr. **Fr. Doflein**, Professor an der Universität München und II. Konservator der Bayr. Zool. Staatssammlung. Mit zahlr. Abbildungen, 8 Tafeln und 4 Karten. [XIII u. 512 S.] gr. 8. 1906. In Leinwand geb. *M* 13.—

„In klarer Darstellung rollt der Verfasser die Probleme der biologischen Meeresforschung auf und führt den Leser mitten hinein in eine an wunderbaren Anpassungsformen und an prächtigen Farben reiche Lebensgemeinschaft. Ein gleiches Interesse weiß er aber auch für die Landfauna und Flora Japans und insbesondere für das Vogel- und Insektenleben des ceylonesischen Dschungels zu erwecken. Indessen nicht nur auf seinem eigenen Arbeitsfelde zeigt sich der Verfasser als selbständiger Beobachter und meisterhafter Darsteller: seine poesievollen Landschaftsschilderungen sind ebenso fesselnd wie die von selbständigem Urteil getragenen kunst- und kulturhistorischen Ausführungen und wie die sicher sehr beherzigenswerten, vorurteilsfreien politischen Betrachtungen über das Wollen und Können der japanischen Nation und über die Kolonialarbeit der Briten. . . Es wird unter den neueren Reiseschilderungen wenige geben, welche so mannigfaltige Anregungen gewähren." **(Deutsche Literaturzeitung.)**

Die Polarwelt und ihre Nachbarländer. Von **Otto Nordenskjöld**, Prof. an der Universität Götenburg. Mit 77 Fig. und einem farb. Titelbild. [VII u. 220 S.] gr. 8. 1909. In Leinw. geb. *M* 8.—

Das vorliegende Buch des bekannten Polarforschers konnte gar nicht zu einer günstigeren Zeit erscheinen. Durch Shackletons erfolgreichen Vorstoß nach dem Südpol, durch Cooks und Pearys überraschende Erfolge ist das Interesse der ganzen gebildeten Welt wie nie zuvor auf die Polargegenden gerichtet. Zum ersten Male wird eine Beschreibung der gesamten Polarnatur in ihren charakteristischen Zügen geboten und die Ergebnisse der zahlreichen Forschungsexpeditionen von einem geographischen, zusammenfassenden Gesichtspunkte aus dargestellt. Überall lernen wir das Klima als den grundlegenden Faktor kennen, aus dem sich die Verteilungen von Eis, Wasser und Land ergeben, und dem diese eigentümlichen und für uns in vieler Hinsicht so bedeutungsvollen Polarregionen ihre charakteristische Tier- und Pflanzenwelt verdanken. Da der Verfasser seit 15 Jahren diese Natur auf zahlreichen Expeditionen studiert hat und die meisten der geschilderten Gebiete aus eigener Erfahrung kennt, so trägt die Darstellung überall den Charakter des unmittelbar Erlebten. Die schöne Ausstattung des Buches sowie die zahlreichen prächtigen, nach eigenen Aufnahmen hergestellten Abbildungen gestalten das Buch zu einem Geschenkwerk ersten Ranges.

Digitized by Google

Digitized by Google